N° d'enregistrement
au C.N.R.S.
A.O. 2453

ARTICLE PRINCIPAL

recouvrant en partie

LA THÈSE DE DOCTORAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE PARIS

par

M. Alain SOURNIA

pour obtenir

le grade de Docteur Es-Sciences

Sujet de la Thèse : " RECHERCHES SUR LE PHYTOPLANCTON ET LA PRODUCTION PRIMAIRE DANS LE CANAL DE MOZAMBIQUE "

soutenue le 28 Juin 1968 devant la Commission d'Examen :

MM. P. DRACH — Président
P. BOUGIS, J. FELDMANN, Th. MONOD — Examinateurs

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Int. Revue ges. Hydrobiol.	53	1	1968	1–76

A. Sournia

Muséum national d'histoire naturelle, Paris

Variations saisonnières et nycthémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Bé (Madagascar)

Table des matières

I. Introduction 2
1. Buts et limites du présent travail 3
2. Travaux antérieurs dans la région étudiée 3
3. Conditions océanographiques générales 4
4. Climatologie annuelle 6
II. Variations saisonnières 9
1. Méthodes 9
a) Définition des trois stations 9
b) Comptages au microscope inversé 10
c) Récoltes au filet 11
d) Pigments photosynthétiques 11
e) Production primaire par la méthode du ^{14}C 12
f) Production primaire par la méthode de l'oxygène 13
2. Hydrologie annuelle 13
a) Température et salinité 13
b) Oxygène dissous 15
3. Composition taxinomique du phytoplancton 17
a) Microplancton et nannoplancton 17
b) Aspects qualitatif et quantitatif 19
c) Inventaire qualitatif 19
d) Variations quantitatives 24
e) Remarques et conclusions 29
4. Pigments photosynthétiques 30
a) Valeurs absolues 30
b) Relations inter-pigmentaires 32
5. Production primaire 34
a) Mesures par le carbone-14 34
b) Comparaison avec les mesures par l'oxygène 35
6. Corrélations entre biomasse et productivité 37
a) Production primaire et chlorophylle *a* 37
b) Incertitudes sur la composition taxinomique 38
c) Rôle du nannoplancton 39
7. Comparaison des stations L et A 40

III. Variations nycthémérales 43
1. Introduction 43
2. Méthodes 46
a) Stations 46
b) Rythme des mesures 47
c) Pigments photosynthétiques; carbone 14 47
d) Mesures diverses 47
3. Conditions hydrologiques 47
a) Température et salinité en surface 47
b) Diagrammes T–S en surface et en profondeur 48
c) Oxygène dissous 50
d) Courantométrie sommaire 51
e) Transparence des eaux 51
4. Biomasse phytoplanctonique 52
a) Nannoplancton 52
b) Microplancton 52
c) Pigments photosynthétiques 53
5. Production primaire 53
a) Mesures par le carbone 14 53
b) Variations du taux d'oxygène in situ 54
c) Comparaison des deux méthodes 56
6. Rapport production/chlorophylle 57
7. Comparaison des stations L et A 58
IV. Quelques remarques et conclusions 60
1. Caractéristiques du cycle annuel 60
2. Amplitudes comparées des variations saisonnières et nycthémérales 61
3. Assimilation de carbone et production d'oxygène 61
4. Rapport production/chlorophylle 63
5. Variations locales; rôle de la marée 64
V. Résumé 65
Summary 66
VI. Bibliographie 67

I. Introduction

On a étudié en trois stations les éléments suivants: température, salinité, oxygène dissous, composition taxinomique du phytoplancton, pigments photosynthétiques, et production primaire in situ par les deux méthodes de l'oxygène et du carbone 14. Le rôle des facteurs climatiques et océanographiques (principalement: vents, pluie, marée) est examiné, ainsi que diverses relations entre le milieu, les aspects quantitatif et qualitatif de la biomasse, et la productivité.

Je dois une profonde reconnaissance à la direction de l'Office de la recherche scientifique et technique outre-mer (O.R.S.T.O.M.), qui a bien voulu m'accueillir pendant dix-huit mois au Centre d'Océanographie de Nossi-Bé. De plus, je suis redevable au personnel technique de ce Centre: 1) de tous les dosages de salinité et d'oxygène dissous, 2) des données „brutes" relatives aux conditions générales de la climatologie et de l'hydrologie, 3) enfin, de l'exécution d'une partie des figures (fig. 1—5, 10, 20, 21, et 27).

Mes remerciements vont aussi à l' „International Agency for ^{14}C determination" (Copenhague) grâce à laquelle j'ai pu pratiquer la méthode du carbone 14.

1. Buts et limites du présent travail

Seront ici étudiés les aspects quantitatif et écologique du phytoplancton et de la production primaire dans une petite baie tropicale.

Des quatre dimensions de l'espace océanographique, on envisagera principalement dans ce travail la quatrième, à savoir le Temps. En effet, eu égard à son exiguité, le secteur étudié peut être assimilé à un point littoral: les variations géographiques ne s'y manifestent que par l'éloignement relatif — toujours réduit — par rapport à la côte (on verra toutefois que l'effet de la marée transpose dans le temps ce facteur); d'autre part, la turbulence des eaux, liée à la faible profondeur de la baie, relègue au second plan les variations bathymétriques. Restent donc les variations temporelles, que j'étudierai tout d'abord sous leur forme saisonnière, puis nycthémérale.

Dans ce cadre, j'aborderai chaque fois que possible le problème des corrélations entre biomasse (composition taxinomique, pigments photosynthétiques) et productivité (assimilation de carbone, production d'oxygène).

Dernières limitations du sujet: aucune donnée, malheureusement, relative aux teneurs en sels minéraux et en oligo-éléments, et l'influence de celles-ci sur le développement du phytoplancton; enfin, aucune mesure absolue des conditions d'éclairement.

Tel qu'ainsi délimité, ce sujet a précédemment donné lieu à une courte note préliminaire (Sournia, 1965a). D'autre part, dans cinq publications antérieures, je me suis efforcé de traiter les aspects qualitatif et taxinomique du microplancton dans le canal de Mozambique: diatomées (s. presse, a), *Ceratium* (1966b et s. presse, b), divers genres de Péridiniens „rares ou mal connus" (1967), enfin *Trichodesmium* (s. presse, c). Je me reporterai donc tacitement, pour les questions de Systématique, à l'une ou l'autre de ces références.

Quelques définitions doivent préalablement être précisées: les diverses épithètes désignant les variations temporelles du plancton sont en effet très souvent confondues. D'où les acceptions suivantes (cf. Sournia & Frontier, s. presse) pour les principales variations: annuelles (annual) = d'une année à l'autre, et non: au cours d'une année; saisonnières (seasonal) = d'une saison à l'autre; mensuelles (monthly) = d'un mois à l'autre; hebdomadaires (weekly) = d'une semaine à l'autre; journalières ou quotidiennes (daily) = d'un jour à l'autre; nycthémérales (nycthemeral, diel) = dans l'intervalle de 24 heures, en rapport avec l'alternance jour/nuit. Enfin, on ne parlera de variations diurnes (diurnal) que par opposition à des variations nocturnes (nocturnal).

D'autre part, au sujet de l'emploi des mots „production" et „productivité", je me réfère à Wood (1965, p. 79).

2. Travaux antérieurs dans la région étudiée

La phytoplanctologie est une science multiple: relativement ancienne, si l'on pense aux „micrographes" et aux diatomistes du siècle dernier; relativement jeune, sous son aspect écologique, et plus jeune encore lorsqu'on traite des problèmes de productivité: dans ce domaine, les premières estimations datent de 1922 (Atkins) et 1927 (Gaarder & Gran), et la méthode maintenant classique du carbone 14 ne remonte qu'à 1951 (Steemann Nielsen).

Devant l'ampleur et la diversité du sujet, je limiterai au canal de Mozambique la mise à jour des connaissances qui se doit de figurer dans toute introduction, et reviendrai point par point, dans le cours de ce travail, sur les diverses données mondiales.

Les recherches relatives au phytoplancton et à la productivité primaire peuvent le plus souvent être réparties en deux catégories, à la fois méthodologiques et biogéographiques: d'une part, les expéditions océanographiques, qui explorent essentiellement le domaine „océanique", et ceci, pourrait-on dire, „avec des bottes de sept lieues". D'autre part, les travaux locaux, réalisés au voisinage de laboratoires côtiers au moyen de petites embar-

cations, et souvent plus étendus dans le temps. Cette distinction est particulièrement nette dans le cas du canal de Mozambique.

Expéditions océanographiques: Je ne les reporte que pour mémoire, puisque leur intérêt est ici secondaire, et que, d'autre part, je serai amené à y revenir dans une publication ultérieure (voir plus bas):

„Valdivia", 1898—1899: cf. Karsten (1907).
„Gauss", 1902—1903: cf. Heiden & Kolbe (1928).
„Dana", 1928—1930: cf. Steemann Nielsen (1939).
„Discovery II", 1930—1935: cf. Hendey (1937).

Ces quatre expéditions, dont les deux premières ont seulement effleuré au sud et au nord la région étudiée, ont uniquement donné lieu à des travaux de Systématique (répartitions écologiques incluses). De toute autre nature est la cinquième: celle de la „Galathea" (1950—1952) au cours de laquelle Steemann Nielsen (1952) a inauguré la méthode du carbone 14. Une sixième croisière, toute récente, est celle de l'„Anton Bruun" (1964) à laquelle il m'a été donné de participer; je compte en publier ultérieurement certains résultats, qui s'ajouteront à ceux de Ryther, Hall et al. (1966) et de Sournia (1967b).

Mentionnons enfin que les croisières du „Cdt Robert-Giraud" (1957, 1960, 1962) ont été exclusivement vouées à l'océanographie physique (Ménaché, 1961, 1963).

Travaux côtiers: Ils nous intéressent en premier lieu, et seront de ce fait examinés et discutés dans la suite de la présente étude. Dans l'ordre chronologique, citons tout d'abord un travail taxinomique de Silva (1956) portant sur une série d'échantillons prélevés en divers points de la côte du Mozambique, puis une étude qualitative et quantitative (comptages par sédimentation) du même auteur (1960) relative au phytoplancton d'Inhaca, échelonnée sur deux mois, et comportant quelques données sur les variations nycthémérales. Pour la région de Zanzibar, Ballantine (1961) a donné une étude qualitative limitée aux Péridiniens. Enfin, deux travaux effectués à Tuléar en 1962, mais publiés tardivement, portent, l'un sur la composition qualitative et quantitative du phytoplancton (Travers, 1965), l'autre sur l'hydrologie et la productivité du même secteur (Maestrini & Pizarro, 1966).

A Nossi-Bé même, diverses données recueillies par le personnel technique du Centre d'Océanographie ont été synthétisées par Angot (1964a—b, 1965a—b) et Angot & Gérard (1967). Etant donné leur intérêt immédiat, ces travaux seront analysés point par point dans le cours de la présente étude.

3. Conditions océanographiques générales

L'île de Nossi-Bé (ou Nosy-Bé) s'élève sur le plateau continental de la côte nord-ouest de Madagascar, à la latitude 13°20′ sud (fig. 1). Les études géomorphologiques de Guilcher (1956) et de Battistini (1956) font ressortir l'originalité de cette région de Madagascar: côte particulièrement découpée, plateau continental relativement large, apports fluviatiles importants, et active sédimentation dans les baies, favorisant le développement des mangroves.

Courants: Les connaissances sont actuellement très peu avancées dans ce domaine. Il faut, ici comme dans toute la partie nord de l'océan indien, réserver une large part aux variations saisonnières. Les eaux superficielles sont d'origine équatoriale, mais probablement multiple (courants équatoriaux, eaux de la mer d'Arabie); la circulation des eaux intermédiaires et profondes, mal connue dans le canal de Mozambique (cf. Tchernia et al.; 1951; Ménaché, 1961; Zaklinskii, 1963), est pratiquement ignorée dans la région qui nous intéresse. Notons que l'étude des populations zooplanctoniques (Frontier, comm. pers.) indique une dérive continue vers le large en saison des pluies, et un mouvement inverse discontinu pendant la saison sèche.

Fig. 1. Région de Nossi-Bé. En bas et à droite: baie d'Ambanoro, et emplacement des trois stations L, A et J. (COPN: Centre d'océanographie et des pêches de Nossi-Bé, O.R.S.T.O.M.)

Marée: Le marnage est assez élevé sur la côte nord-ouest de Madagascar. A Nossi-Bé même, les marées se caractérisent ainsi:

— type „semi-diurne",

— légère inégalité des deux ondes quotidiennes,

— amplitude élevée, mais variant notablement entre vive-eau (V.E.) et morte-eau (M.E.), les niveaux de la pleine mer étant respectivement: V.E. 4 m, M.E. 2,6 m (niveau moyen: 2,22 m).

— une période de 15 à 17 jours sépare deux passages successifs au même niveau et à la même heure. D'autre part, l'heure de la pleine-mer survient plus fréquement aux environs du lever et du coucher du soleil.

Les courants de marée sont donc très variables suivant l'heure et le jour (voir: mesures nycthémérales).

Turbidité; houle: La turbidité est très variable, dans cette région, selon le lieu et la saison. Les apports terrigènes, en saison des pluies, peuvent réduire de façon considérable la transparence des eaux.

Nossi-Bé se trouve dans un „angle mort" de la côte, à l'abri de la houle océanique; seule est observable, pendant la saison chaude, une légère houle du nord-ouest. Les houles locales prédominent, principalement celle qu'engendre la brise de mer.

4. Climatologie annuelle

Dans le nord–ouest de Madagascar règne un climat tropical d'alizés et de moussons. L'année se divise essentiellement en deux saisons:

— été austral, d'octobre à avril: saison chaude et humide;

— hiver austral, de mai à septembre: saison fraîche et sèche.

Les vents: Le régime des vents (fig. 2), très complexe dans cette région, résulte de trois composantes.

1 — Alizé: L'alizé austral souffle du sud-est sur Madagascar; humide sur la côte est, il se dessèche progressivement en traversant la Grande île. Il ne parvient que difficilement à Nossi-Bé même, ayant pour cela à franchir ou contourner les massifs montagneux du nord malgache.

2 — Moussons: Ces vents saisonniers soufflent, dans l'océan indien, du sud-ouest de mai à septembre, et du nord-est d'octobre à avril. Sur le continent asiatique, ils déterminent respectivement la mousson humide et la mousson sèche. Au sud de l'équateur, leur action se manifeste surtout par le renforcement ou l'affaiblissement de l'alizé. Dans le nord du canal de Mozambique:

— d'octobre à avril, la mousson du nord-est franchit l'équateur, s'incurve alors sous l'effet de la rotation terrestre, et souffle du secteur O.-N.O. dans le canal de Mozambique. Ce vent, que l'on a appelé „mousson du Mozambique", n'est autre, pour certains auteurs, que l'alizé septentrional ayant franchi l'équateur. Il est, quoi qu'il en soit, opposé à l'alizé austral, lequel s'en trouve considérablement diminué pendant cette saison.

— de mai à septembre règne ce que l'on peut appeler la „mousson virtuelle du sud-ouest", qui représente surtout le retour de l'alizé austral: entraîné dans le mouvement général vers le nord, ce dernier franchit l'équateur pour se joindre à la mousson du sud-ouest dans l'hémisphère nord. Pendant cette saison prédominent donc dans le canal de Mozambique des vents de secteur S.E., toutefois peu ressentis localement à Nossi-Bé.

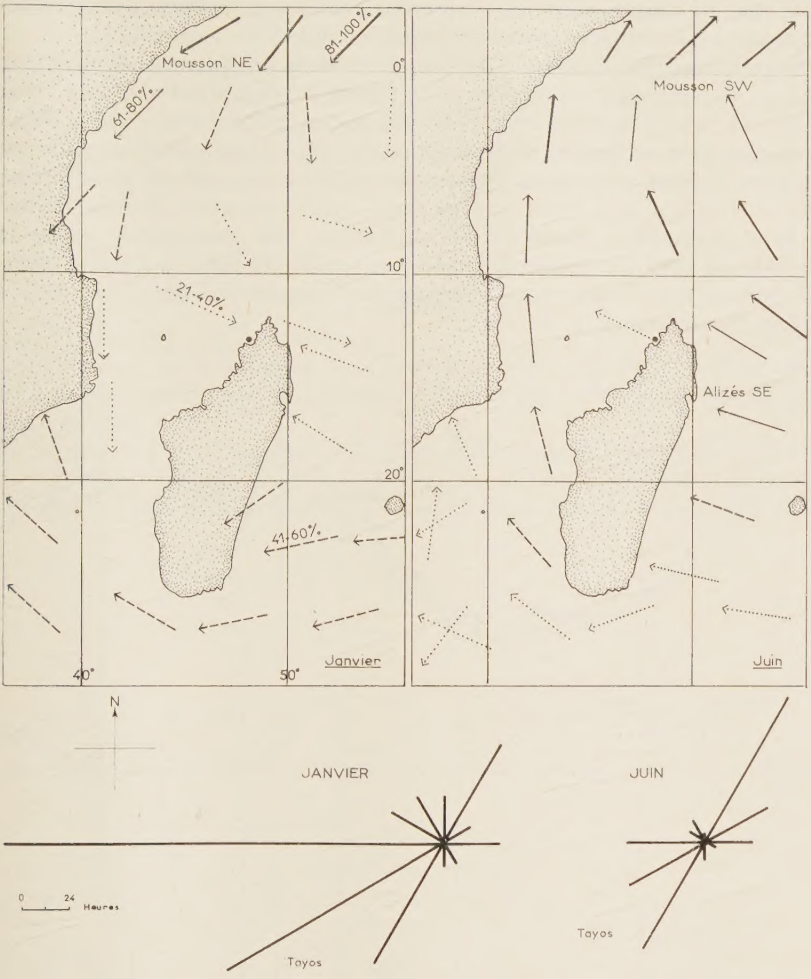


Fig. 2. En haut: régime général des vents, d'après les Monthly meteorological charts. En bas: régime local, d'après les totaux mensuels aimablement communiqués par la Station météorologique de Fascène, à Nossi-Bé

3 — Vents solaires: Ce sont, d'une part la brise de mer (localement appelée „tayo") de secteur O. mais variable (N.O.–S.O.), d'autre part, la brise de terre (ou „varatrasy") de direction opposée.

Régime régional et régime local: La figure 2 permet de comparer, au cours de deux mois opposés, le régime régional des vents au régime local à Nossi-Bé. Les particularités du climat local sont principalement dues au fait que, comme on l'a vu, Nossi-Bé se trouve „sous le vent" par rapport à l'alizé; cette situation favorise également la formation de dépression entre Nossi-Bé et les massifs montagneux du nord de Madagascar, et, par suite, de précipitations hivernales. Les vents solaires locaux exercent à Nossi-Bé une importance particulière; sui-

vant le cas, ils s'ajouteront ou s'opposeront aux vents régionaux, le tayo renforçant par exemple la mousson en saison chaude.

Facteurs climatiques divers: Les moyennes de la température de l'air pendant la période étudiée sont reportées sur la figure 3. Comme il convient en milieu tropical, ces températures sont élevées (moyenne: 26°) et l'amplitude des variations saisonnières est faible. Notons qu'en été les valeurs plafonnent, ou tendent à diminuer légèrement; dans l'ensemble, cette saison paraît plus longue que l'hiver.

Le total annuel des pluies est élevé: 2,25 m. La plus grande partie de ces précipitations survient entre décembre et mars. Il faut cependant noter, en dehors de la saison chaude, une „micro-saison" humide en août (localement appelée „pluie des mangues").

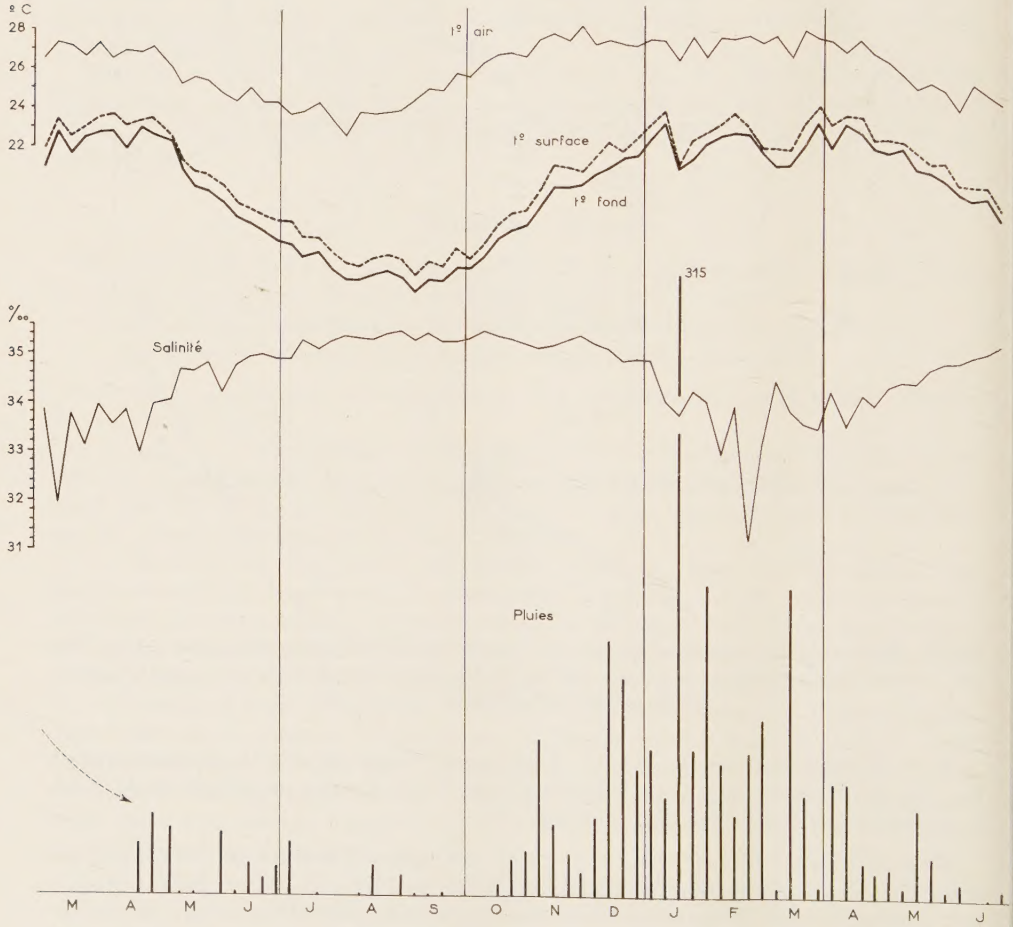


Fig. 3. Hydrologie et climatologie annuelles à Nossi-Bé. Moyennes hebdomadaires (deux mesures par jour); pour les pluies, totaux hebdomadaires. Température de l'eau et salinité mesurées en surface à l'extrémité de la jetée du Centre océanographique (station J). Les données pluviométriques des premiers mois font malheureusement défaut

La pression barométrique est maximale en hiver, minimale en été (fig. 4). L'état hygrométrique, voisin de la saturation en saison chaude, est minimum en saison fraîche. Le maximum secondaire d'août, correspondant à la „pluie des mangues", est bien accusé (fig. 4).

La nébulosité n'a pu être évaluée que de façon approchée, par la méthode visuelle; d'autre part, l'ensoleillement a été mesuré au moyen d'un héliographe Campbell. Les variations saisonnières de ces deux facteurs (fig. 4) sont telles que l'intensité lumineuse est notablement plus forte en hiver qu'en été.

II. Variations saisonnières

1. Méthodes

a) Définition des trois stations

Les trois cartes de la figure 1 indiquent la position de l'île de Nossi-Bé par rapport à la côte nord-ouest de Madagascar, ainsi que la situation dans Nossi-Bé de la baie étudiée.

Celle-ci, que l'on peut appeler soit „baie d'Ambanoro", soit „baie du Centre océanographique" puisque ce dernier s'élève sur sa rive ouest, est largement ouverte au sud, et caractérise assez bien les conditions littorales générales de cette

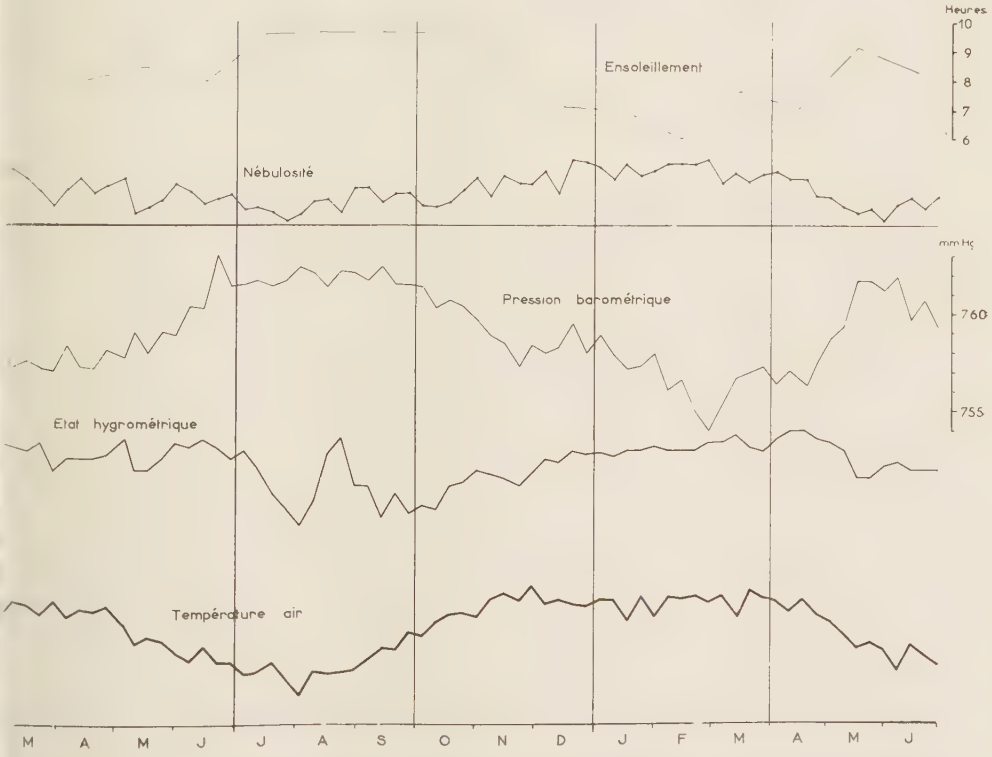


Fig. 4. Climatologie annuelle à Nossi-Bé. Ensoleillement: totaux mensuels aimablement communiqués par la Station météorologique de Fascène. Autres facteurs: moyennes hebdomadaires (deux mesures par jour) d'après les relevés du Centre océanographique

région de Madagascar: apports d'eaux douces et mangrove dans la partie la plus côtière (Ambanoro), et récifs coralliens vers l'extérieur (pointe de Lokobé). Aussi deux points extrêmes ont-ils été choisis pour les travaux de routine:

— Station L: à l'ouverture de la baie. Eaux claires; profondeur 8 m, fond de coraux,

— Station A: au fond de la baie. Eaux turbides (voisinage de la mangrove); profondeur 4 m.

Ces deux stations ont été occupées une fois par semaine de février 1963 à juin 1964: prélèvements en canot automobile, à une profondeur unique, sub-superficielle (1 m), au moyen d'une bouteille Van Dorn de 6 litres. Les deux prélèvements étaient fractionnés en sous-échantillons destinés aux mesures suivantes: salinité: comptage au microscope inversé: productivité par la méthode du ^{14}C et, accessoirement, par celle de l'oxygène; extraction des pigments photosynthétiques. Des récoltes au filet ont été également effectuées aux deux stations.

De plus, en vue d'éliminer d'éventuelles erreurs systématiques causées par le délai de temps séparant les deux prélèvements (environ 15 min), une troisième station a été utilisée de juin 1963 à juin 1964, à l'extrémité même de la jetée du Centre océanographique; le niveau choisi était là aussi de 1 m. Cette station, que j'appellerai ici „J", est étudiée quotidiennement — à quelques interruptions près — depuis 1955 par les techniciens du Centre océanographique, et a fourni matière aux publications de Gérard (1964) et Angot & Gérard (1967) analysées plus loin.

b) Comptages au microscope inversé

Méthode d'Utermöhl (1931a, b) appliquée au milieu marin par Steemann Nielsen (1933) et développée par divers auteurs (voir détails et critiques in Holmes & Widrig, 1956; Lund et al., 1958; Utermöhl, 1958; Paasche, 1960).

Fixation: Solution de lugol et d'acétate de sodium, définie par Utermöhl (1958) et dont Travers (1962) reproduit la composition: IK: 10 g; I: 5 g; CH_3COONa: 5 g; H_2O: 70 cc.

Agitation: Il est nécessaire, avant de remplir la cuve de sédimentation, d'agiter l'échantillon d'une manière constante et, du moins, selon un temps constant (par exemple: 3 min). Cette précaution a son importance, puisque le remplissage de la cuve constitue, dans cette méthode, la seconde possibilité d'erreur d'échantillonnage (la première résidant dans le prélèvement à la mer).

Sédimentation: Cuves Zeiss de 100 cc; dans les cas de fortes concentrations planctoniques, cuves de 50 ou 25 cc.

La durée de la sédimentation a été fixée à 24 heures. En effet, de l'avis général, un temps plus court est probablement insuffisant; d'autre part, il m'est apparu inutile de prolonger ce délai au delà de 24 heures: s'il est vrai que le contenu figuré de l'eau de mer (seston) ne sédimente pas en totalité au fond de la cuve (voir plus bas), j'ai pu cependant m'assurer que le taux de sédimentation ne s'améliore pas au bout de 48 heures, ni même de six jours. Il faut admettre que les diverses forces physiques ont atteint dans la cuve, au bout de 24 heures, un équilibre définitif.

Comptage: Selon la taille et l'abondance des organismes, ceux-ci sont dénombrés dans tout le champ de la cuve, ou une partie seulement de celle-ci. Dans les cas de proliférations de certaines espèces, on n'examinait qu'une fraction restreinte du champ, par exemple deux bandes diamétrales perpendiculaires.

Précision et limites: Tout d'abord, comme on l'a évoqué plus haut, il faut supposer que certains organismes échappent à la sédimentation, demeurant adhérents aux parois latérales ou au couvercle de la cuve. Quelques précisions sur ce sujet souvent délaissé:

j'ai pu constater que ces organismes appartiennent principalement au genre *Chaetoceros*, quelquefois *Trichodesmium*, et que l'erreur introduite ne dépasse pas 15%.

Eu égard au faible volume d'eau de mer mis en jeu, cette méthode convient mal au dénombrement des organismes rares ou peu nombreux. Cette réserve concerne particulièrement le microplancton, dont on sait qu'il peut ne compter, en certains lieux ou en certaines périodes, que quelques individus par litre d'eau de mer. Dans ce cas, il n'est d'aucun recours de doubler ou même quintupler le volume de l'échantillon par une sédimentation préalable: une autre méthode doit être recherchée, qui permette de traiter un volume d'eau bien plus considérable (cf. prélèvement par pompage, centrifugation . . .).

Comme on le verra plus loin, les récoltes au filet permettent de remédier dans une large mesure à cette déficience.

Impliquant l'observation d'un matériel fixé, la méthode du microscope inversé convient mal à l'étude des petites formes fragiles dépourvues de squelette externe. Cette réserve concerne principalement le nannoplancton, constitué en grande partie de petits Flagellés nus: partiellement détruits par la fixation, ceux-ci sont très difficilement dénombrables, plus difficilement encore identifiables. Aussi, en matière de nannoplancton, me suis-je limité à un comptage approximatif global d'un ensemble de Péridiniens relativement reconnaissables, appartenant principalement aux genres: *Exuviaella*, *Prorocentrum*, *Amphidinium*, *Gymnodinium* et *Gyrodinium*, ainsi que quelques Phytoflagellés indéterminés.

c) Récoltes au filet

Petit filet de surface, conforme au modèle de Trégouboff & Rose (1957, pl. 1, fig. 1); diamètre 25 cm, longueur 80 cm; nylon n° 17 (Tripette & Renaud, Paris), vide de maille de 50 μ environ.

Récoltes aux stations L et A, à la profondeur de 1 m, pendant 10 à 15 min. Fixation: lugol ou formol; occasionnellement, le matériel était acheminé non fixé au laboratoire, pour étude in vivo.

d) Pigments photosynthétiques

Méthode de Richards & Thompson (1952), modifiée par Creitz & Richards (1955) et Parsons & Strickland (1963). La technique adoptée suit en général les recommandations récemment publiées par le S.C.O.R. (Anonyme, 1966).

Filtration: au laboratoire, après un délai de 30 à 50 minutes (selon la station) après le prélèvement.

Volume filtré: sauf très rares exceptions: 2 litres aux stations L et A, 3 l à la station J (Pour la station A en effet, un volume de 2 l représente souvent le maximum filtrable, en raison de la turbidité des eaux. En vue d'une comparaison plus étroite entre les deux stations L et A, un volume égal a été utilisé dans les deux cas, bien que les eaux fussent toujours plus claires en L).

Temps de filtration: de 5 à 15 min.

Matériel utilisé: filtres Millipore HA, 47 mm ∅. Pompe aspirante-refoulante Millipore (vide: 68 cm Hg).

Une pincée de poudre de CO_3Mg était déposée sur chaque filtre au début de l'opération.

Dessication: dans une enceinte à silicagel, à l'obscurité et à la température ambiante, pendant 24 heures.

Extraction: le lendemain de la filtration. Mise en solution de chaque filtre dans 5 cc d'acétone à 90% bidistillée, pendant 24 heures et à l'obscurité. Les extraits étaient agités à plusieurs reprises au cours de ce temps. Je n'ai donc pas procédé au broyage des filtres, à l'encontre des recommandations actuelles du S.C.O.R.

Centrifugation: à 5.000 tours/min, pendant 10 min.

Mesures des densités optiques: Spectrophotomètre Beckman D. U. Cuves de quartz de 1 cm. Lectures aux longueurs d'onde suivantes, et dans l'ordre suivant: 750, 665, 645, 630, 510, 480 et 430 mμ. Témoin: acétone bidistillée, à 90%, contenant en solution un filtre Millipore vierge.

Correction de turbidité: soit k la densité optique lue à la longueur d'onde 750 mμ. On retranche: k aux valeurs lues à 665, 645 et 630 mμ, 1,5 k aux valeurs lues à 510 mμ, et 2 k aux valeurs lues à 480 et 430 mμ.

Calcul des concentrations: selon les formules de Parsons & Strickland (ibid.), qui me semblent, pour les raisons mêmes invoquées par ces auteurs, préférables aux formules originelles de Richard & Thompson (ibid.). Notons que la troisième et dernière solution proposée (Anonyme, 1966) diffère très peu de celle de Parsons & Strickland. De plus, le rapport des densités optiques à 430 et à 665 mμ (Margalef, 1960) a été calculé pour tous les échantillons.

e) Production primaire par la méthode du ^{14}C

Méthode de Steemann Nielsen (1951b) développée par le même auteur (1952, 1954, 1958, 1964, 1965) et Steemann Nielsen & Jensen (1957), Strickland (1960), Brouardel & Rinck (1963), Herrera & Margalef (1966) etc. Matériel provenant en partie de l'„International Agency for ^{14}C determination", Charlottenlund (Danemark). Cette méthode a été employée in situ.

Expérimentation

Inoculation: bouteilles „claires" et „noires" en pyrex, de 265 cc, lavées entre chaque expérience avec un détergent faible. Ampoules de 4 μC. Inoculation à raison d'une ampoule par flacon, soit 4 μC pour 265 cc; cette concentration, dictée par des raisons d'économie, peut paraître faible: à Tuléar, Maestrini & Pizarro (1966) ont employé 10 μC par flacon de 100 cc, et d'autre part, à bord de l' „Anton Bruun" (Ryther, Hall et al., 1966) le taux utilisé était de 10 μC pour 125 cc. Cependant la présente concentration est suffisante, à condition de filtrer la totalité de l'échantillon, en raison des productivités relativement élevées du secteur littoral étudié; les expériences suivantes le confirment: à plusieurs reprises, à partir d'un même prélèvement, trois flacons ont été respectivement inoculés avec 1, 2 et 3 ampoules; la radioactivité des filtres est approximativement proportionnelle au nombre d'ampoules introduites.

Incubation: toutes les mesures ont été effectuées in situ à l'extrémité de la jetée du Centre, et à la profondeur 1 m, identique à celle des prélèvements. Les bouteilles étaient accrochées à un flotteur, celui-ci suspendu à un tangon et manoeuvrable de la jetée par un jeu de poulies: par ce moyen, les flacons étaient maintenus à distance de l'ombre de la jetée, et accessibles à toute heure de la marée. L'exposition durait quatre heures; de façon à respecter les variations saisonnières de la déclinaison solaire, elle ne commençait pas à heure fixe mais, par simple convention, une heure après le lever du soleil. Les conditions d'éclairement au milieu de la matinée sont le plus souvent sub-optimales (cf. p. 54).

Filtration: dispositif de filtration par pression (Steemann Nielsen, 1958, fig. 1), fabriqué par l'Intern. Agency.

Filtres: Membranfilter (Göttingen), 35 mm ∅, Gr. 2, porosité 0,6 μ. Notons que ces filtres sont d'emploi beaucoup moins aisé que les membranes Millipore, car plus fragiles et se gondolant après séchage.

Serre-filtres et supports de filtres: de fabrication artisanale, sur les modèles de Brouardel & Rinck (1963, fig. 8—10).

Après la filtration, les membranes sont séchées dans une enceinte à silicagel, puis lavées comme suit: exposition aux vapeurs d'HCl fumant pendant 15 minutes, puis passage en enceinte à chaux sodée pendant 10 heures.

Calcul du taux de production

Concentration de l'eau de mer en CO_2: déterminé à l'aide des tables de Buch (in Harvey, 1960), en fonction de la température et de la salinité; à défaut de mesures du pH, j'ai supposé celui-ci constant et égal à 8,2.

Mesure de la radioactivité du filtre: Compteur „Saphymo", équipé d'un tube Geiger à fenêtre terminale mince, Tracerlab TGC 2. Le nombre de coups/min. est donné par la moyenne de deux comptages successifs de 15 min. chacun, après déduction de l'acti-

vité de fond (background) — celle-ci mesurée au début et à la fin de chaque série de comptages.

Evaluation de la radioactivité de l'ampoule: par défaut de matériel, je n'ai pu dresser à Nossi-Bé la courbe d'étalonnage de la solution radioactive fournie par l'Intern. Agency. Aussi ai-je adressé à cette dernière, après comptage, les 200 premiers filtres obtenus au cours du cycle annuel, et étalonné par ce moyen l'installation de Nossi-Bé. Le rendement de cette dernière était d'ailleurs testé régulièrement au moyen d'un filtre-étalon, et n'a pas varié pendant les 18 mois de mon séjour.

C'est après avoir pratiquement terminé le présent travail que j'ai eu connaissance de l'importante modification apportée par Steemann Nielsen (1965) à l'évaluation de la radioactivité des ampoules. Toutes les données qui suivent (taux de production et rapports production/pigment) sont donc passibles de la correction proposée par cet auteur, c'est à dire à majorer de „31%", mais la comparaison avec tous les travaux cités reste inchangée.

Expression des résultats

Dans les premiers mois de cette étude, j'ai utilisé en parallèle pour chaque station un flacon „clair" et un flacon „noir"; mais devant la régularité de la fixation de carbone à l'obscurité (cf. p. 35), je n'ai plus maintenu ce procédé que pour la station J. Aucune correction n'a été appliquée concernant le recyclage et la discrimination $^{12}C/^{14}C$.

Sauf indication contraire, les résultats se rapportent donc à l'assimilation apparente de carbone dans les bouteilles claires, et mesurent selon la terminologie de Brouardel & Rinck (ibid.) la „production nette apparente de la communauté zoo + phytoplancton".

f) Production primaire par la méthode de l'oxygène

Cette question a été abordée sous deux aspects:

- variations saisonnières de la concentration d'oxygène dissous in situ: cette méthode s'est ici révélée inutilisable (cf. p. 16).
- variations expérimentales, au cours d'une période d'incubation en flacon clos, selon le principe de Gaarder & Gran (1927), Marshall & Orr (1928), etc. (voir aspects méthodologiques récents in Smayda, 1957; Pratt & Berkson, 1959; Strickland, 1960; Patten et al., 1964; Teixeira et al., 1965a). Ces expériences ont été conduites parallèlement aux mesures par le ^{14}C, et avec des flacons clairs identiques, mais pendant six mois seulement (de décembre 1963 à juin 1964): deux sous-échantillons supplémentaires étaient constitués à partir du prélèvement à la station J (à l'exclusion des stations L et A, par crainte des délais de transport); l'un d'eux était traité immédiatement, l'autre était accroché au flotteur, aux côtés du flacon à ^{14}C et, comme ce dernier, traité après quatre heures d'exposition.

Etant donné que je n'ai pas utilisé de bouteilles „noires", les résultats exprimés se rapportent à la production nette.

Les dosages étaient effectués par la méthode de Winkler, et les pourcentages de saturation calculés, en fonction des température et salinité ambiantes, d'après les tables de Fox (in Harvey, 1960) ou les nomogrammes de Kalle (1939). Au sujet de la validité des tables de Fox, voir Truesdale et al. (1955), Richards & Corwin (1956), Richards (1957, 1965) et le travail tout récent de Green & Carrit (1967).

2. Hydrologie annuelle

a) Température et salinité

Le cycle annuel de la température et de la salinité à la station J est représenté sur les figures 3 (moyennes hebdomadaires) et 5 (mesures hebdomadaires). Il suit, avec un décalage de quelques semaines, le cycle climatique précédemment décrit:

— A la saison climatique fraîche (mai—septembre) correspond une saison hydrologique (juin—novembre) aux eaux relativement froides (26—27°) et de salinité relativement élevée (35,2—35,4‰).

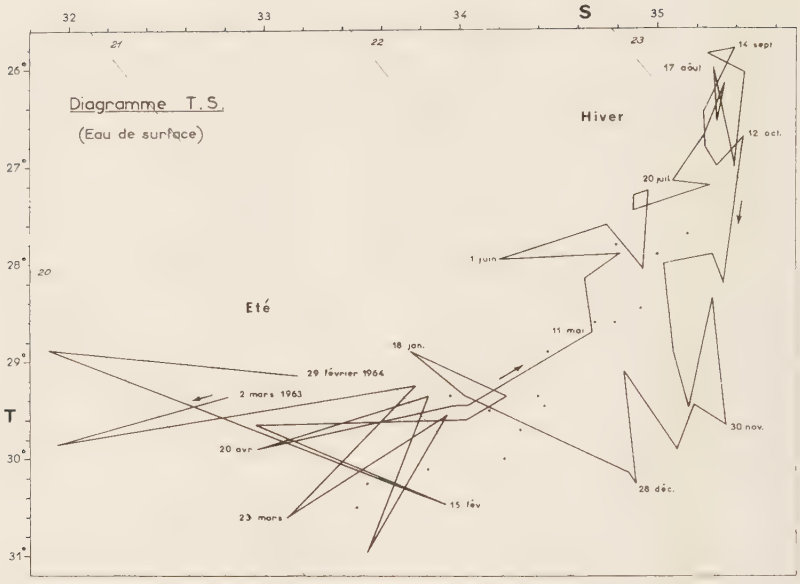


Fig. 5. Diagramme T S. Mesures hebdomadaires, de mars 1963 à juin 1964 (station J, eau de surface). La ligne brisée forme un cycle de 12 mois; les points isolés représentent le reste des mesures. Chaque valeur représente la moyenne de deux mesures effectuées l'une à basse mer, l'autre à pleine mer, ceci pour annuler l'influence éventuelle de la marée. (Cette figure a été antérieurement publiée dans une note préliminaire: SOURNIA, 1965a)

— A la saison des pluies (octobre—avril) correspond une saison hydrologique (décembre—mai) aux eaux chaudes (29—30°) et peu salées (32—34‰).

Pendant cette seconde période, les températures et, surtout, les salinités présentent des variations secondaires accusées. Par opposition, les caractéristiques hivernales apparaissent homogènes.

L'écart thermique annuel est réduit (4 ou 5 °C); par contre, l'écart annuel des salinités est relativement beaucoup plus important (de l'ordre de 4‰); si l'on ramène les variations de salinité à des taux de dilution, comme le fait MÉNACHÉ (1957), et que l'on considère la valeur 35‰ comme „normale", une salinité de 31‰ représente une dilution de $\frac{35-31}{35} = 11{,}4\%$ d'eau douce. Encore les données ici exposées ne repésentent-elles que des moyennes (fig. 3: moyennes hebdomadaires, à raison de 2 mesures par jour; fig. 5: moyennes de deux mesures effectuées le même jour, à intervalles hebdomadaires). De plus, comme on le verra plus loin, la dilution était souvent supérieure au fond de la baie (station A).

Telles sont les grandes lignes de l'hydrologie annuelle, en accord d'ailleurs avec les observations antérieures de MÉNACHÉ (ibid.) pour la période 1955—56, et de GÉRARD (1964) pour la période 1956—62. Trois remarques de détail sont à ajouter:

1 — Les légères précipitations estivales („pluie des mangues", p. 8) ne semblent pas retentir sur l'hydrologie.

2 — On a vu (p. 8) que la température de l'air plafonne ou diminue légèrement au milieu de l'été (janvier—mars). A cette époque, la température de l'eau révèle, d'après mes données, deux minima secondaires (ces deux accidents se fondent en un seul sur les graphiques de MÉNACHÉ et de GÉRARD (ibid.), dont les échelles de temps sont différentes). Ces chutes de température sont à peu près simultanées aux minima annuels de la salinité et, comme ceux-ci, liées aux chutes de pluie estivales; toutefois, l'enchaînement des phénomènes est difficile à retracer, du fait de la brutalité et de l'irrégularité des précipitations.

3 — Le décalage entre les variations du climat et celles du milieu marin peut être attribué à une triple cause: 1) Décalage entre le réchauffement annuel de l'air et le début des précipitations: celles-ci surviennent lorsque la température de l'air a presque atteint son maximum, 2) Inertie thermique de l'eau de mer par rapport à l'air, 3) Délai entre la chute des pluies et la diminution de la salinité, ce que l'on pourrait appeler „inertie saline".

Un effet remarquable de cette situation réside dans le retard de la salinité sur la température de l'eau de mer aux environs de décembre (fig. 5): salinité encore élevée, température déjà presque à son maximum.

b) Oxygène dissous

Le cycle annuel de l'oxygène dissous a antérieurement été étudié par GÉRARD (1964) dans la baie d'Ambanoro, et par ANGOT (1965a) dans la région avoisinante. Ces deux auteurs concluent à un maximum hivernal et un minimum estival (ce dernier simultané, pour GÉRARD, aux chutes de pluies); mais il ne s'agit là que de valeurs absolues (concentrations en ml/l) et non de valeurs relatives (pourcentages de saturation). GÉRARD donne cependant ces derniers chiffres en annexe, mais ne discute que les premiers. Dans leur ensemble, les interprétations des deux auteurs négligent les conditions physiques de solubilité du gaz étudié:

— la solubilité est inversement fonction de la température et de la salinité du milieu,

— de ces deux facteurs, le premier exerce l'effet le plus important: dans le cas de variations opposées de la température et de la salinité (ce qui est le cas de l'hydrologie annuelle à Nossi-Bé), le rôle de la température prédomine.

Le problème de l'oxygène dissous nous intéresse principalement ici par ses incidences biologiques; celles-ci ne peuvent être évaluées qu'après élimination des causes physiques mentionnées ci-dessus, c'est à dire après calcul des concentrations en termes de pourcentages de saturation.

Traitement des données: Je disposais pour cette étude des mesures de routine du Centre océanographique, à savoir deux mesures quotidiennes, à pleine mer et basse mer (station J, eau de surface). De façon à éliminer les variations dans le temps autres que saisonnières, c'est à dire les variations liées à la hauteur de la marée et à l'heure du jour (qui seront abordées p. 51), j'ai procédé comme suit: les mesures ont été groupées en intervalles (de 10 à 14 jours) séparant deux passages consécutifs de la pleine mer vers 12 h (le choix de cette heure n'est pas tout à fait arbitraire, puisqu'il correspond localement au jour du minimum de morte-eau). Pour chaque „cycle" de la marée ainsi délimité, la teneur moyenne en oxygène dissous a été retenue.

Les résultats sont reportés sur la figure 6. Il apparaît que:

(a) Les teneurs brutes en oxygène dissous (courbe 1) suivent un cycle annuel: maximum hivernal, minimum estival. Ce cycle comporte, en été, d'importantes variations secondaires.

Fig. 6. Cycle annuel de l'oxygène dissous (station J, eau de surface). T°: température (d'après les données de la fig. 3). 1: concentrations brutes mesurées (ml/l). 2: taux de saturation, calculés d'après les températures et salinités correspondantes (ml/l). 3: concentrations relatives, en pourcentages de saturation: quotient de (1) par (2)

(b) Le taux de saturation théorique (courbe 2), calculé d'après les températures et salinités ambiantes, suit un cycle annuel inverse de celui de la température (et parallèle à celui de la salinité, comme annoncé plus haut). A noter les maxima secondaires, en saison des pluies, liés aux minima secondaires de la température.

(c) Les deux cycles 1 et 2 sont, dans une large mesure, parallèles, mais plusieurs divergences se manifestent en été.

(d) Exprimées en pourcentages de saturation (courbe 3), les teneurs en oxygène dissous ne montrent pas de variations saisonnières, mais seulement une notable instabilité estivale. L'on peut dire que ces pourcentages sont, tout au long de l'année, voisins de la saturation, mais présentent plusieurs „anomalies négatives".

(e) Ces anomalies sont principalement estivales. Elles coïncident avec les maxima secondaires du taux de saturation théorique, c'est à dire avec les minima secondaires de la température (et de la salinité) et, en dernière analyse, avec les chutes de pluies. D'autre part, une anomalie est également observable en hiver (début septembre), et peut elle aussi être reliée aux précipitations — quoique faibles — qui surviennent à cette époque.

(f) La sursaturation est fréquente tout au long de l'année (plus fréquente qu'il ne paraît sur le graphique, puisque celui-ci reporte des valeurs moyennes).

Conclusions et discussion

A l'inverse des teneurs absolues, les teneurs relatives en oxygène dissous ne présentent pas de variations saisonnières. Elles sont tout au long de l'année voisines de la saturation, ce qui laisse penser à une intense activité photosynthétique, mais montrent des accidents négatifs simultanés aux chutes de pluies.

Le cycle annuel de l'oxygène dissous semble donc ici de nature essentiellement physico-chimique, et non biologique. On verra qu'il en va différemment des

variations nycthémérales (p. 51), ainsi que des mesures expérimentales en flacon clos (p. 35).

Par anticipation sur la suite du présent travail: si l'on envisage isolément chacun des aspects du développement annuel du phytoplancton, aucun de ceux-ci ne peut être mis en parallèle avec le cycle des teneurs relatives en oxygène; les quelques corrélations observables ne sont que partielles et, d'ailleurs, souvent contradictoires. Une conclusion identique peut être tirée de plusieurs travaux relatifs à diverses zones tropicales littorales ou néritiques: Grande Barrière australienne (Orr, 1933, et cf. Marshall & Orr, 1933); côte occidentale des Indes Subrahmanyan, 1959b); golfe du Mexique (Mc Farland, 1963). Un cycle annuel est cependant observable au large des côtes du Kénya (Newell, 1959).

On sait qu'en milieu tempéré les phénomènes saisonniers sont mieux tranchés, et qu'une corrélation est fréquente entre les taux d'oxygène et les poussées phytoplanctoniques, d'où la possibilité d'une évaluation de la production primaire annuelle (Marshall & Orr, 1927; Gran, 1929; Cooper, 1933; Seiwell, 1935; Braarud & Bursa, 1939; Riley, 1941a—b, 1952, 1956; Redfield, 1948; Riley & Conover, 1956; Halim, 1960); cependant, même dans les eaux tempérées, cette corrélation n'est pas de règle, et les facteurs physiques peuvent prédominer, comme il ressort des travaux de Braarud & Klem (1931), Dakin & Colefax (1935), Phifer & Thompson (1937).

La complexité des variations saisonnières de l'oxygène dissous tient au grand nombre de facteurs physico-chimiques et biologiques impliqués, ainsi qu'aux difficultés d'évaluation des échanges entre mer et atmosphère d'une part, et entre couche euphotique, eaux sous-jacentes et sédiments d'autre part.

Cette complexité se trouve décuplée dans les régions tropicales littorales (telles que la baie ici étudiée) par suite du haut niveau de productivité, de l'important mixage des eaux, et de la rapidité générale des processus biologiques et biochimiques. Notons que, dans le cas présent, la coïncidence remarquable entre précipitations et teneurs minimales en oxygène reste à expliquer: la cause réelle peut en effet être de nature biologique aussi bien que physique, puisque les chutes de pluies sont généralement accompagnées de proliférations de la Cyanophyte *Trichodesmium* (la présence de ces algues est également invoquée par Mc Farland (ibid.), mais en sens opposé, pour rendre compte des cas de sursaturation).

3. Composition taxinomique du phytoplancton

a) Microplancton et nannoplancton

La distinction entre ces deux groupes apparaît ici comme fondamentale. D'ailleurs, bien que délicate et imprécise, cette discrimination basée sur le mode de récoltes, donc empirique, n'est pas pour autant arbitraire. Plusieurs caractères distinctifs étaient évidents à Nossi-Bé, et sont reportés dans le tableau I.

Bien que les acceptions les plus diverses aient été données aux mots „microplancton" et „nannoplancton", la limite de taille entre les deux groupes est généralement fixée à 50 μ, sans doute parce que cette dimension correspond au vide de maille des filets les plus fins. Il est cependant d'observation courante que la taille minimum des planctontes récoltés au filet est nettement inférieure à l'ouverture de maille employée; d'autre part, la plus grande partie des cellules qui échappent au filet sont de dimensions inférieures à 15 μ (Riley et al., 1949; Riley, 1957; Yentsch & Ryther, 1959; Hulburt et. al., 1960). Finalement,

Tableau I — Caractères distinctifs du microplancton et du nannoplancton à Nossi-Bé

	Microplancton	Nannoplancton
Mode de récolte:	Filet ou sédimentation.	Exclu (par définition) des récoltes au filet.
Conditions d'observation; identification:	L'état du matériel permet une identification relativement aisée (difficultés confinées à certains genres, tels que *Chaetoceros*).	Matériel lésé par la fixation, en grande partie non identifiable (nécessiterait techniques particulières).
Précision du comptage:	Incertitudes seulement inhérentes à la distribution *in situ* et au mode d'échantillonnage. Toutefois, la méthode perd toute précision dans le cas de populations très pauvres.	Pour la raison ci-dessus, comptage toujours partiel et très incertain.
Groupe numériquement dominant:	Diatomées.	Péridiniens nus et autres Flagellés.
Groupes d'importance numérique secondaire:	— Cyanophytes (*Trichodesmium*) — Péridiniens cuirassés, et quelques formes nues.	— Protistes divers — Quelques Diatomées — Quelques Péridiniens cuirassés.
Abondance numérique et variations saisonnières:	Très variable, de ε à 200000 cell./l; le plus souvent, moins de 10000. Des phases „subdésertiques".	Variations relativement peu importantes. Toujours plus de 50000 cell./l.

la récente classification limnologique de Dussart (1966) semble devoir être étendue à l'océanographie:

— microplancton = au dessus de 20 μ,

— nannoplancton[1]) = au dessous de 20 μ, incluant, sauf précision supplémentaire, l'ultrananoplancton (moins de 2 μ).

Notons que la limite de 20 μ correspond approximativement, pour le plancton marin, à la taille minimum des Diatomées et à la taille maximum des Flagellés nus: ceci du moins si l'on considère les deux groupes dans leur ensemble, car les exceptions ne sont pas rares.

Concernant le nannoplancton, je n'ai que peu à ajouter aux caractères généraux exposés dans le tableau I, du fait de l'imprécision de mes comptages (cf. p. 11). Signalons du moins l'apparente diminution du nombre de cellules lors des poussées massives de microplancton — mais il peut s'agir là d'un défaut d'évaluation. Par contre, la comparaison des prélèvements effectués chaque semaine aux trois stations et examinés simultanément est beaucoup plus sûre.

[1]) Le terme d'„hekistoplankton" introduit par Cole (1952) semble n'avoir rencontré que peu de succès, et a d'ailleurs été employé dans des sens différents; son étymologie est en outre ambiguë, puisque ἥκιστος (très faible, très petit) peut être pris pour ἴκτινος (très lent).

et montre que les concentrations sont plus élevées en A qu'en L (cf. p. 41), les concentrations à la station J étant en général intermédiaires

Le rôle du nannoplancton sera évoqué à nouveau en conclusion de l'étude du cycle annuel (p. 39). Tout le reste du présent chapitre concerne exclusivement le microplancton.

b) Aspecs qualitatif et quantitatif

A défaut d'une méthode universelle qui permettrait d'identifier et de dénombrer tous les organismes phytoplanctoniques, du plus gros au plus petit et du plus abondant au plus rare, j'ai utilisé en parallèle les deux méthodes du filet et de la sédimentation:

— la méthode du filet, dont on trouvera les critiques récentes in Braarud (1958), Yentsch & Ryther (1959), Travers (1962) et Grall & Jacques (1964), n'est assurément pas propre à fournir un échantillonnage quantitatif, mais permet de connaître la composition relative des populations, sous réserve d'une certaine sélectivité au sein même du microplancton (Yentsch & Ryther, ibid.). Les proportions des divers organismes, ramenées en pourcentages de n individus observés, peuvent être qualifiées de „semi-quantitatives" (cf. fig. 8: les 5 graphiques supérieurs).

— les comptages au microscope inversé (fig. 7, et graphique inférieur de la fig. 8) fournissent des valeurs absolues, mais, à la différence des récoltes au filet, perdent leur signification dans les cas de populations numériquement très pauvres.

c) Inventaire qualitatif

Le détail en est donné dans le tableau II; celui-ci est lui-même résumé, pour ce qui est des répartitions mondiales, dans le tableau III. La prédominance des Diatomées sur les Péridiniens est manifeste. On peut également opposer le cosmopolitisme des premières à la thermophilie générale des seconds. Dans les deux groupes, un très faible pourcentage de taxons sont confinés à l'océan indien ou à l'indo-pacifique. Enfin, la plus grande partie des microplanctontes ici reportés étaient déjà connus dans le canal de Mozambique (Silva, 1956, 1960: Ballantine, 1961; Travers, 1965) et dans diverses zones néritiques de l'océan indien. Pour plus de détails biogéographiques sur cet inventaire, je me permets de renvoyer à mes trois travaux antérieurs (1967, et s. presse a—b).

J'ai utilisé dans les tableaux II et III les termes classiques d'„océanique" et de „néritique"; une vue d'ensemble sur la bibliographie mondiale montre que la distinction est souvent évidente, bien que les critères en soient controversés — ce que dit Wood (1964, p. 499) en d'autres termes. En accord avec ce dernier auteur, je pense que les expressions „paractique" et „anoictique" créées par Smayda (1958) sont superflues; quant à la troisième, „adiaphorique", on peut la traduire très simplement par „indifférent". Ceci étant, il apparaît que, dans le secteur étudié, les espèces néritiques et indifférentes l'emportent en nombre sur les espèces océaniques (ce qui se traduit essentiellement par la prépondérance des Diatomées sur les Péridiniens). De plus, à ce point de vue, une différence saisonnière se manifeste: les espèces océaniques sont proportionnellement plus nombreuses en hiver qu'en été.

Nous sommes donc ici en présence d'une microflore inter-tropicale ou subtropicale, principalement néritique et, dans la mesure où cette délimitation peut être appliquée au phytoplancton marin, indo-pacifique.

Tableau II — Inventaire du microplancton

Répartition mondiale (première colonne)

C: cosmopolite
TT: tropicale – tempérée
IT: inter-tropicale
IP: indo-pacifique
OI: océan indien
O: océanique
N: néritique

Récoltes personnelles à Nosy-Bé (seconde colonne)

Fréquence: E: estivale
H: hivernale
P: pérennante
F: fortuite

Abondance maximale:

5: Espèce présente dans les échantillons „filet" et dans les échantillons „Utermöhl"; relativement très abondante (plus de 10000 cellules/l)
4: Id., abondante (de 500 à 10000 cell./l)
3: Id., rare (de 20 à 500 cell./l)
2: Espèce seulement récoltée au filet, donc très rare
1: Id., extrêmement rare

*: taxons faisant l'objet de nouvelles combinaisons *in* Sournia (s. presse a)

				Diatomées Centriques
C	N	F	1–2	*Paralia sulcata* (Ehr.) Cleve
IT ?	O ?	P–E	2–3	*Stephanopyxis palmeriana* (Grev.) Grunow
C	N	F	4	*Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve
C ?	O ?	F	1	*Thalassiosira subtilis* (Ostenf.) Gran
C		F	1–2	*Coscinodiscus excentricus* Ehr.
C		F	1	*Coscinodiscus lineatus* Ehr.
C		F	1	*Coscinodiscus marginatus* Ehr.
C	O ?	F	1–2	*Coscinodiscus radiatus* Ehr.
?		F	1	*Coscinodiscus Thorii* Pavillard
IT		F	1	*Coscinodiscus jonesianus* (Grev.) Ostenf.
IT ?	O	E ?	1	*Coscinodiscus nobilis* Grunow
?		F	1	*C. centralis* var. *pacificus* Gran & Angst
OI		E	2	*C. gigas* var. *praetextus* (Janisch) Hustedt
OI ?		P	2	*C. Janischii* var. *arafurensis* Grunow
?		P	2	*Coscinodiscus incertus* Karsten*
IT	O	P–E	3	*Planktoniella sol* (Wallich) Schütt
C	N	F	1	*Actinoptychus senarius* (Ehr.) Ehr.
C	N	F	1	*Actinoptychus splendens* (Shadb.) Ralfs in Pritch.
OI	N ?	F	1	*Actinoptychus trilingulatus* (Brightw.) Ralfs in Pritch.
TT	O	F	1	*Asterolampra marylandica* Ehr.
TT ?	O ?	F	1	*Asterolampra Van-Heurckii* Brun
TT	O ?	F	1	*Asterolampra Grevillei* (Wallich) Greville
C	O ?	P	1–2	*Asteromphalus heptactis* (Breb.) Ralfs in Pritch.
TT	N ?	F	1–2	*Asteromphalus flabellatus* (Breb.) Greville
?		F	1	*Asteromphalus roperianus* (Grev.) Ralfs in Pritch.
IT	O	F	1	*Gossleriella tropica* Schütt
C	N	F	1	*Actinocyclus octonarius* Ehr. var. *octonarius*
IT ?	N ?	F	1	*Chrysanthemodiscus floriatus* Mann emend. Takano
C	O	F–H	1–2	*Corethron criophilum* Castracane
C ?		P	3	*Lauderia annulata* Cleve
C ?	N ?	F	1	*Schroederella delicatula* (Perag.) Pavillard*
?		F	1	*Dactyliosolen antarcticus* Castracane
TT		P–H	1	*Dactyliosolen mediterraneus* Peragallo
C	N	P	3	*Leptocylindrus danicus* Cleve
C ?	N ?	F	3	*Leptocylindrus minimus* Gran

Tableau II (suite)

C	N	P—E	4	*Guinardia flaccida* (Castr.) Peragallo
C	N	F	3	*Rhizosolenia fragilissima* Bergon
TT	N	F	3	*Rhizosolenia cylindrus* Cleve
TT	O	P—E	3	*Rhizosolenia Bergonii* Peragallo
?		F	1	*Rhizosolenia obtusa* Hensen
C	N	F—E	4	*Rhizosolenia Stolterfothii* Peragallo
TT	O	P—E	3	*Rhizosolenia robusta* Norman in Pritchard
TT	N?	F	3	*R. imbricata* Brightwell var. *imbricata*
C	N?	P	4	*R. imbricata* var. *Shrubsolei* (Cleve) Schröder
C	O	P	3	*R. styliformis* Brightwell var. *styliformis*
IT?	O	E	1	*R. styliformis* var. *latissima* Brightw. ex Ostenf.
?	O?	H	4	*R. styliformis* var. *longispina* Hustedt in Schmidt
C	N	P—H	4	*Rhizosolenia setigera* Brightwell
?	N?	F	3	*Rhizosolenia pungens* Cleve-Euler
IT?		P	3	*Rhizosolenia crassispina* Schröder
C	O	P	3	*R. hebetata* f. *semispina* (Hensen) Gran
TT	O	P	4	*Rhizosolenia calcar-avis* Schultze
IT		F	2	*Rhizosolenia cochlea* Brun
TT?	O?	P—E	4	*Rhizosolenia alata* Brightw. f. *alata*
TT?	O?	P—E	5	*R. alata* f. *gracillima* (Cleve) Gran
TT?	O?	E	4	*R. alata* f. *indica* (Peragallo) Gran
IT	O	F	1	*Rhizosolenia Castracanei* Peragallo
IP	O?	F	3	*Rhizosolenia Clevei* Ostenfeld
IT	N?	E	3	*Rhizosolenia hyalina* Ostenfeld
TT	O?	H	3	*Bacteriastrum delicatulum* Cleve
TT?	N?	F	3	*Bacteriastrum hyalinum* Lauder
IP?	O?	F	2	*Bacteriastrum varians* Lauder
TT	O?	F—H	3	*Bacteriastrum elongatum* Cleve
TT?		F	1	*Bacteriastrum minus* Karsten
TT	O?	F	1	*Bacteriastrum elegans* Pavillard
IT		H	2	*Bacteriastrum comosum* Pavillard
IP		F	1—2	*Chaetoceros denticulatum* Lauder
TT	O	F	1	*C. atlanticum* var. *neapolitanum* (Schr.) Hustedt
TT	O	E	3	*Chaetoceros coarctatum* Lauder
TT	O	F	1	*Chaetoceros tetrastichon* Cleve
TT?	O	F	1	*Chaetoceros Dadayi* Pavillard
C	N	E	2	*Chaetoceros danicum* Cleve
TT		F	1	*Chaetoceros rostratum* Lauder
C	O	P	3	*Chaetoceros peruvianum* Brightwell
C	O	F	3	*Chaetoceros decipiens* Cleve
TT	N	P	3	*Chaetoceros lorenzianum* Grunow
TT	N	F	1	*Chaetoceros Lauderi* Ralfs in Lauder
C	N	P—E	4	*Chaetoceros compressum* Lauder
C?	N	F	1	*Chaetoceros didymum* Ehr. var. *didymum*
TT	N	H	1	*C. didymum* var. *protuberans* (Lauder) Gran & Yendo
C	N	E	3	*Chaetoceros affine* Lauder
TT	N	H	5	*Chaetoceros laciniosum* Schütt
C?	N	P—H	5	*Chaetoceros pelagicum* Cleve
TT	N	F	4	*Chaetoceros breve* Schütt
TT	N	F	3	*Chaetoceros diversum* Cleve
IP	N	F	1	*Chaetoceros laeve* Leuduger-Fortmorel
TT	O	H	5	*Chaetoceros messanense* Castracane
C	N	P—H	4	*Chaetoceros curvisetum* Cleve

Tableau II (suite)

TT ?	N	P	3	*Chaetoceros pseudocurvisetum* Mangin
C	N	H	5	*Chaetoceros tortissimum* Gran
C	N	F	1–2	*Eucampia zodiacus* Ehr.
IT ?	N ?	E	1–2	*Eucampia cornuta* (Cleve) Grunow in Van Heurck
TT ?	O ?	P	3	*Climacodium frauenfeldianum* Grunow
TT	N ?	F	1	*Streptotheca Tamesis* Shrubsole
TT	N	F	1	*Bellerochea malleus* (Brightw.) Van Heurck f. *malleus*
TT	N	F	1	*B. malleus* f. *biangulata* (Perag.) Hustedt
IT	N	H	1	*Ditylum sol* (Grunow in Van Heurck) De-Toni
TT	N	F	1	*Triceratium favus* Ehr.
TT	N	P	2	*Triceratium shadboltianum* Greville
TT	N	F	1	*Triceratium formosum* Brightwell f. *formosum* *T. formosum* f. *quadrangulare* (Grev.) Hustedt *T. formosum* f. *quinquelobatum* (Grev.) Hustedt
C	N	F	1	*Triceratium alternans* Bailey
TT ?		H	2	*Biddulphia pelagica* Schröder*
TT	N	P	1	*Biddulphia pulchella* Gray
IT	N	F	1	*Biddulphia tridens* (Ehr.) Ehr.
TT	N	E	2	*Biddulphia sinensis* Greville
TT	O ?	F	2	*Biddulphia mobiliensis* (Bail.) Grun. in Van Heurck
C	N	F	1	*Biddulphia aurita* (Lyngbye) Breb.
IT	N	F	1	*Biddulphia membranacea* Cleve
TT ?		F	1	*Biddulphia schroederiana* Schussnig
IT ?	N	H	1–2	*Isthmia minima* Harvey & Bailey
IT ?	N	F	1	*I. enervis* var. *japonica* Castracane*
C	N	P	3	*Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey
TT	N	F	1	*Hemiaulus Hauckii* Grunow in Van Heurck
IT	N	F	2	*Hemiaulus sinensis* Greville
OI		P	3	*Hemiaulus indicus* Karsten
IT		P	3	*Hemiaulus membranaceus* Cleve
C	O ?	F	1	*Hemidiscus cuneiformis* Wallich
IT	O ?	H	1	*Hemidiscus hardmanianus* (Greville) Mann
				Diatomées pennées
C	N	P	1	*Rhabdonema adriaticum* Kützing
C ?	N	P	1	*Striatella unipunctata* (Lyngbye) Agardh
C		F	1	*Striatella delicatula* (Kütz.) Grunow in Van Heurck
C	N	F	1	*Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing
IT	N	F	1	*Grammatophora undulata* Ehr.
?	N	F	1	*Licmophora remulus* Grunow
C	N	F	1	*Licmophora flabellata* Agardh
C	N	F	1	*Licmophora Lyngbyei* (Kütz.) Grunow in Van Heurck
C	N	F	1 2	*Licmophora grandis* (Kütz.) Grunow in Van Heurck
OI ?	N	F	1	*Licmophora Aurivillii* Cleve
TT ?	N	F	1	*Climacosphenia elongata* Bailey*
TT	N	P	2	*Climacosphenia moniligera* Ehr.
C	N	E	1	*Fragilaria crotonensis* Kitton
OI ?		P	2	*Fragilaria Aurivillii* Cleve
TT	N	F	1	*Synedra hennedyana* Gregory
TT	N	F	1	*Synedra undulata* (Bailey) Gregory
?		F	1	*Synedra rostrata* (Hantzsch) Hustedt in Schmidt*
C	N	P	3	*Thalassionema nitzschioides* Grunow ex Hustedt
C	O	H	1	*Thalassiothrix longissima* Cleve & Grunow
C		P	4	*Thalassiothrix Frauenfeldii* Grunow

Tableau (II suite)

IT ?	O ?	H	1	*Thalassiothrix mediterranea* Pavillard
?		H	1	*Thalassiothrix delicatula* Cupp
?		F	1	*Asterionella Bleakeleyi* Smith
TT	N	P—H	4	*Asterionella notata* Grunow in Van Heurck
C	N	F	2	*Asterionella japonica* Cleve in Cleve & Möller
C ?	N	F	1	*Campyloneis Grevillei* (Smith) Grunow
C	N	F	1	*Achnanthes longipes* Agardh
IT ?		F	1	*Mastogloia rostrata* (Wallich) Hustedt
TT	N	P—E	2—3	*Stauroneis membranacea* (Cleve) Hustedt
?		P	3	*Navicula Wawrikae* Hustedt
TT	N	F	1	*Gyrosigma balticum* (Ehr.) Cleve
C	N	F	1	*Pleurosigma elongatum* Smith
C	N	F	1	*Pleurosigma Normanii* Ralfs in Pritchard
?		P—H	1—2	*Pleurosigma directum* Grunow
C	N	F	1	*Amphora* cf. *ostrearia* Breb. in Kützing
?		F	1	*Amphora* cf. *decussata* Grunow
C	N	P	1	*Bacillaria paxillifer* (Müller) Hendey
C	N	P	3	*Nitzschia closterium* (Ehr.) Smith
C	N	F	1	*Nitzschia spathulata* Breb. ex Smith
C ?	N	F	1	*Nitzschia longissima* (Breb. in Kütz.) Ralfs in Pritch.
C	N	P	4	*Nitzschia* cf. *seriata* Cleve
OI		F	1	*Campylodiscus biangulatus* Greville
C	N	F	1	*Campylodiscus clypeus* Ehr.
				Péridiniens
TT	O	F	1	*Phalacroma argus* Stein
TT	O	F	1	*Phalacroma cuneus* Schütt
TT	O	F	1	*Phalacroma doryphorum* Stein
IT	O	F	1	*Dinophysis Schuettii* Murray & Whitting
TT	O	F	1	*Dinophysis caudata* Saville-Kent
IP ?	O	E ?	2	*Dinophysis miles* Cleve
IT	O	P—H	1	*Ornithocercus magnificus* Stein emend. Schütt *Ornithocercus quadratus* Schütt *Ornithocercus splendidus* Schütt *Ornithocercus Steinii* Schütt emend. Kof. & Skogsb. *Ornithocercus Thumii* (Schmidt) Kof. & Skogsb.
TT	O	P	1—2	*Pyrophacus horlogium* Stein
TT	O	F	1	*Peridinium globulus* Stein
TT		F	1	*Peridinium Steinii* Jörg.
TT		F	1	*Peridinium diabolus* Cleve
C		F	1	*Peridinium conicum* (Gran) Ostenf. & Schmidt
C		F	1	*Peridinium depressum* Bailey
C		F	1	*Peridinium oceanicum* Vanhöffen
				Peridinium spp.
TT	O	H	1	*Gonyaulax Kofoidii* Pavillard
IT	O	H ?	1	*Gonyaulax pacifica* Kofoid
?		F	1	*Gonyaulax conjuncta* Wood
TT		F	1	*Ceratium candelabrum* (Ehr.) Stein var. *candelabrum*
TT		F	1	*C. candelabrum* var. *depressum* (Pouchet) Jörg.
TT		F	1	*C. candelabrum* (Ehr.) Stein „*candelabrum — depressum*“
C		P	1	*Ceratium furca* (Ehr.) Clap. & Lachm. var. *furca*
TT		P	1—2	*C. furca* var. *eugrammum* (Ehr.) Schiller
C		P	1	*C. furca* (Ehr.) Clap. & Lachm. „*furca — eugrammum*“
TT		H ?	1	*Ceratium pentagonum* var. *tenerum* Jörg.

Tableau II (fin)

C		F	1	*C. pentagonum* Gourret „*robustum — tenerum*“
IT	O ?	F	1	*Ceratium teres* Kofoid
IT		H	1	*Ceratium Kofoidii* Jörg.
?		F	1	*Ceratium minutum* Jörg.
C		P	1	*Ceratium fusus* (Ehr.) Dujardin var. *fusus*
TT		P	2	*Ceratium fusus* var. *seta* (Ehr.) Sournia
C		P	1	*Ceratium fusus* (Ehr.) Duj. „*fusus — seta*“
TT		F	1	*Ceratium extensum* (Gourret) Cleve
IT	O	F	1	*Ceratium longirostrum* Gourret
IT	O	F	1	*Ceratium falcatum* (Kofoid) Jörg.
TT		P	1—2	*Ceratium tripos* var. *atlanticum* Ostenfeld
IT	O	H	1	*C. tripos* var. *pulchellum* (Schröder) Lopez
TT		H ?	1	*C. tripos* (Müller) Nitzsch „*atlanticum — pulchellum*“
IT		F	1	*Ceratium breve* var. *parallelum* (Schmidt) Jörg.
IT	N ?	P ?	1	*C. breve* var. *Schmidtii* (Jörg.) Sournia
IT		F	1	*C. breve* (Ostf. & Schm.) Schr. „*parallelum — Schmidtii*“
TT		F	1	*Ceratium arietinum* Cleve var. *arietinum*
IT	O ?	F	1	*Ceratium symetricum* Pav. var. *symetricum*
IT	O ?	F	1	*C. symetricum* var. *coarctatum* (Pav.) Graham & Bron.
IT	O ?	F	1	*C. symetricum* var. *orthoceras* (Jörg.) Graham & Bron.
TT		F	1	*Ceratium azoricum* Cleve
IT	O	F	1	*Ceratium euarcuatum* Jörg.
TT		P ?	1	*Ceratium declinatum* f. *normale* Jörg.
IT	O	F	1	*Ceratium contortum* var. *Karstenii* (Pav.) Sournia
IP	N ?	F	1	*Ceratium dens* Ostenfeld & Schmidt
IT	O	E ?	1	*Ceratium macroceros* var. *gallicum* (Kof.) Sournia
IP ?		F	1	*Ceratium deflexum* (Kofoid) Jörg.
TT		P	2	*Ceratium massiliense* (Gourret) Jörg. var. *massiliense*
TT ?		F	1	*C. massiliense* var. *protuberans* (Karsten) Jörg.
TT	O	F	1	*Ceratium carriense* Gourret var. *carriense*
IT	O	F	1	*C. carriense* var. *volans* (Cleve) Jörg.
IT		P	2	*Ceratium trichoceros* (Ehr.) Kofoid
TT	O	F	1	*Ceratium contrarium* (Gourret) Pavillard
IT		F	1	*Ceratium horridum* var. *buceros* (Zach.) Sournia
TT		F	1	*C. horridum* (Cleve) Gran „*horridum — buceros*“
TT		F	1	*Goniodoma polyedricum* (Pouchet) Jörg.
TT		H	1—2	*Ceratocorys horrida* Stein
IT	O	F	1	*Ceratocorys Gourretii* Paulsen
TT	O	F	1	*Podolampas bipes* Stein
TT	O	F	1	*Podolampas elegans* Schütt
TT	O	F	1	*Podolampas palmipes* Stein
TT	O	F	1	*Podolampas spinifera* Okamura
TT ?		F	1	*Pyrocystis fusiformis* Wyv. Thomson ex Murray
?		F	1	*Pyrocystis lunula* (Schütt) Schütt

d) Variations quantitatives

Comme indiqué plus haut (tableau I), les variations quantitatives du microplancton sont considérables et brutales. Les trois groupes essentiels sont, par ordre d'importance décroissante: Diatomées, *Trichodesmium*, Péridiniens.

Tableau III — Composition qualitative du microplacton (résumé du tableau II)

Répartition mondiale	Total des taxons	
	Diatomées	Péridiniens
Cosmopolite	60	8
Tempérée-tropicale	53	33
Inter-tropicale	24	25
Indo-pacifique	4	3
Océan indien	7	0
Inconnue	15	3
TOTAL	163	72
„Océanique"	41	33
„Néritique"	87	2
„Indifférente" ou inconnue	35	37

Une remarque préalable: la comparaison des trois stations est difficile, car les différences observées semblent comprises dans l'intervalle d'incertitude de l'échantillonnage et du comptage. Il est seulement évident que le nombre de cellules par litre est de façon générale plus élevé à l'ouverture de la baie (station L) que sur le littoral (stations A et J).

1) — Diatomées

Au sujet des variations du nombre total de cellules (fig. 8), il est difficile de parler de cycle annuel, puisque diverses poussées s'échelonnent tout au long de l'année, les plus importantes toutefois survenant au milieu de l'été et au milieu de l'hiver. Par contre, au niveau générique, les phénomènes sont bien tranchés, et le sont plus encore au niveau des espèces.

Deux genres sont dominants, *Chaetoceros* et *Rhizosolenia*, suivis de loin par *Bacteriastrum*, *Nitzschia*, *Guinardia*, *Thalassiothrix*, *Skeletonema* et *Asterionella*. Nous examinerons de plus près le cas des deux premiers, ainsi que celui de *Guinardia*, jugé, parmi le second groupe, particulièrement intéressant. Pour les autres genres cités, ainsi que pour les divers taxons purement mineurs, les fréquences et abondances sont indiquées approximativement dans le tableau II.

Chaetoceros: D'après les pourcentages observés dans les récoltes au filet (fig. 8), ce genre est pérennant. Les comptages au microscope inversé (fig. 7) montrent par contre que les poussées importantes sont purement hivernales; les circonstances hydrologiques de ces maxima annuels, reportés sur un diagramme T–S (fig. 9), révèlent une sténohalinité et une eurythermie marquées.

Au niveau spécifique, les poussées en question sont essentiellement dues à *C. pelagicum*, *C. laciniosum*, *C. messanense* et *C. tortissimum*. D'autre part, quelques espèces sont nettement estivales, mais d'importance numérique négligeable: *C. coarctatum*, *C. compressum*, *C. affine* et *C. danicum*.

L'extrême rareté des spores de résistance dans les eaux étudiées mérite d'être signalée; pratiquement ces formations n'ont été observées que chez *C. compressum*.

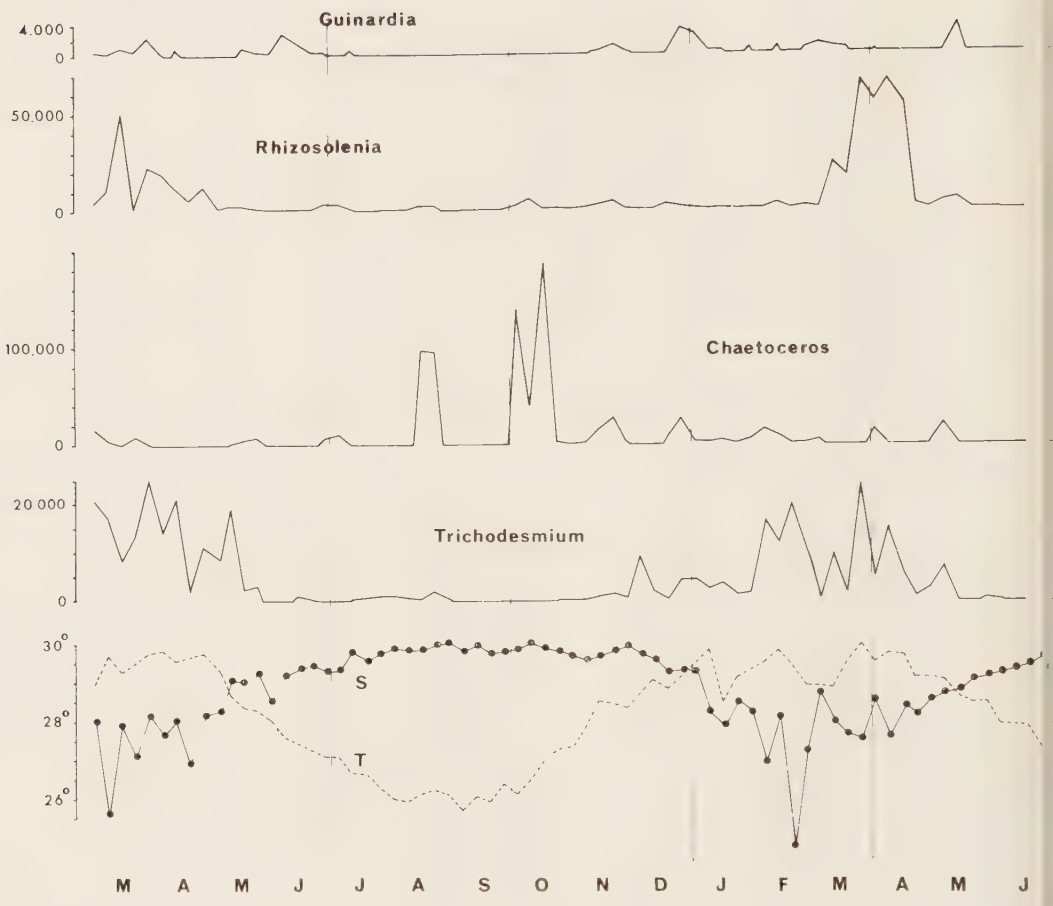


Fig. 7. Comptages au microscope inversé (station L, profondeur: 1 m). Pour *Guinardia*, *Rhizosolenia* et *Chaetoceros*: nombres de cellules par litre. Pour *Trichodesmium*: nombres de filaments par litre. En bas: moyennes hebdomadaires des températures et salinités (d'après les données de la fig. 3)

Rhizosolenia: Comme dans le cas précédent, les valeurs relatives (fig. 8) montrent que ce genre est pérennant, avec toutefois un maximum estival marqué. Par contre, d'après les chiffres absolus (fig. 7), les poussées importantes apparaissent nettement limitées à la saison chaude et, plus précisément (diagramme T–S, fig. 9), liées à des conditions hydrologiques bien définies: température comprise entre 29° et 30°, salinités voisines de $34^0/_{00}$.

Ces poussées estivales sont exclusivement le fait de *R. alata* (dont la forme *gracillima* est dominante). Cette espèce, pérennante, est également responsable du maximum secondaire observé à la fin d'octobre (fig. 8) dans les récoltes au filet, mais ce maximum n'est que relatif, et imperceptible du point de vue quantitatif (fig. 7). La préférence des faibles salinités chez cette *Rhizosolenia* confirme

es données de HULBURT & RODMAN (1963). Chez *R. alata*, les auxospores ont té observées par deux fois en quantités notables: début avril 1963 et début mai 964, c'est à dire dans les deux cas, à la fin du „bloom" annuel de cette Diatomée.

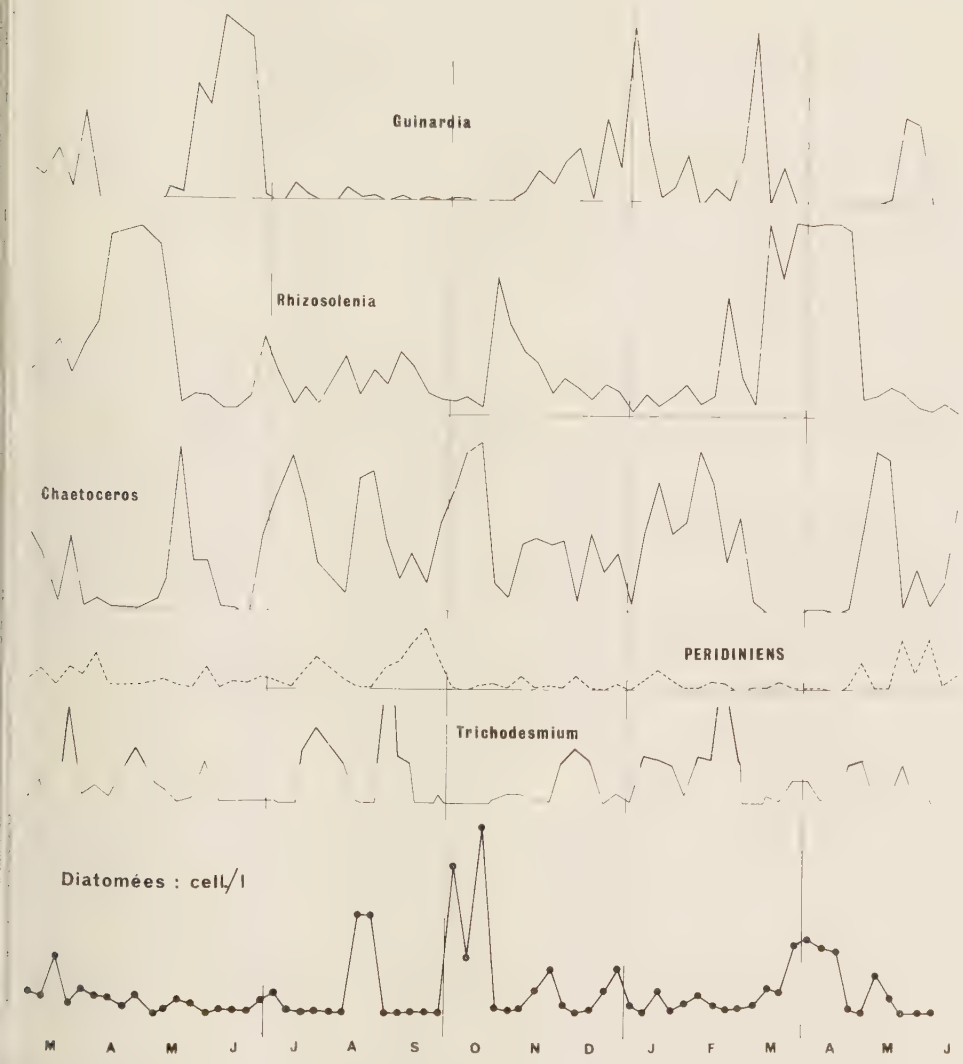


Fig. 8. Station L. Pour les cinq graphiques supérieurs: récoltes au filet. *Guinardia*, *Rhizosolenia*, *Chaetoceros* et Péridiniens: pourcentages par rapport au total „Diatomées + Péridiniens". *Trichodesmium* (échelle arithmétique en deux parties): nombres de filaments pour 100 cellules de „Diatomées + Péridiniens".
En bas: total Diatomées, d'après les comptages au microscope inversé

Les autres espèces montrent des variations saisonnières plus ou moins définies, indiquées dans le tableau II, mais ne jouent un rôle quantitatif que tout à fait secondaire.

La Cyanophycée endophyte *Richelia intracellularis* est pérennante à Nossi-Bé, mais exclusivement inféodée à 3 espèces: *R. cylindrus*, *R. styliformis* var. *longispina* et *R. Clevei*. En dehors du genre *Rhizosolenia*, cette Cyanophycée n'a été observée que chez *Chaetoceros compressum*, cette fois à l'état d'épiphyte.

Guinardia: L'unique espèce récoltée à Nossi-Bé, *G. flaccida*, n'est que semi-pérennante dans les récoltes au filet (fig. 8), puisqu'absente pendant les deux mois d'avril 1963 et 1964 et, d'autre part, très rare ou absente pendant la saison fraîche. Par ailleurs, les comptages par sédimentation (fig. 7) montrent plusieurs poussées, de peu d'importance, au début et à la fin de l'été, dans des conditions hydrologiques intermédiaires entre les exigences précédemment observées chez *Chaetoceros* et *Rhizosolenia*: à la différence de ces deux genres, *Guinardia* est largement eurytherme et relativement euryhaline (fig. 9).

(2) — Péridiniens

Comme indiqué dans le tableau II, les Péridiniens microplanctoniques sont numériquement très rares, si bien que la méthode quantitative ici utilisée, à savoir celle d'Utermöhl, ne permet pas d'en évaluer les variations absolues. On ne peut donc utiliser dans ce cas que les résultats des pêches au filet.

Les données semi-quantitatives ainsi obtenues (fig. 8) montrent que les Péridiniens sont bien diversifiés, mais que leur pourcentage reste toujours minoritaire et qu'il est maximum dans l'intervalle des poussées de Diatomées; les variations saisonnières de ce pourcentage sont peu évidentes: il semble seulement que le maximum annuel est hivernal, et le minimum estival. Au niveau générique, on observe que les *Ceratium* sont plus nombreux en hiver. Au niveau spécifique enfin, une certaine discrimination saisonnière apparaît: une douzaine d'espèces sont hivernales, et deux seulement estivales (tableau II); en d'autres termes: les Péridiniens sont mieux diversifiés en hiver.

Aucun phénomène d'„eaux rouges" imputable à des Péridiniens n'a été observé durant l'intervalle de temps étudié.

(3) — Trichodesmium[1])

L'abondance relative de ce genre (récoltes au filet) est reportée sur la figure 8 en nombre de filaments pour 100 cellules de Diatomées et de Péridiniens. On voit que le genre est presque pérennant et que, dans l'intervalle des poussées de Diatomées, son importance devient proportionnellement considérable.

Les quantités absolues, exprimées en nombre de filaments par litre (fig. 7), montrent au contraire une alternance saisonnière caractérisée par un maximum estival: le diagramme T-S correspondant (fig. 9) indique des températures élevées, et une euryhalinité complète.

Les plus importantes poussées déterminent de véritables phénomènes d'„eaux rouges", la couleur de la mer devenant — plus exactement — jaune pailleté

[1]) Note sur épreuves: Dans un travail postérieur à celui-ci, je tente de montrer que les *Trichodesmium* ne peuvent être génériquement séparés des *Oscillatoria*, et que ce dernier nom doit prévaloir (Sournia, s. presse, c).

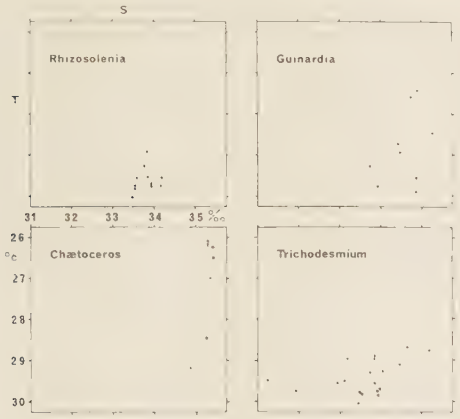


Fig. 9. Station L. Conditions hydrologiques des principales poussées microplanctoniques, reportées sur quatre diagrammes T–S identiques. *Rhizosolenia*: >10000 cell./l. *Guinardia*: >1000 cell./l. *Chaetoceros*: >25000 cell./l. *Trichodesmium*: >8000 filaments/l.

e) Remarques et conclusions

La prédominance des Diatomées sur les Péridiniens, qualitativement évidente, devient presque totale sur le plan quantitatif. Les valeurs numériques peuvent être comparées à diverses observations dans l'océan indien: elles sont du même ordre de grandeur que celles recueillies par Travers (1965) au cours d'un séjour de six semaines à Tuléar; elles sont légèrement inférieures aux concentrations reportées par Silva (1960) au cours d'un travail de même durée sur la côte du Mozambique. Enfin ces chiffres sont considérablement plus faibles que ceux donnés par Subrahmanyan (1959a) pour la côte occidentale des Indes de 1949 à 1954; toutefois cet auteur insiste sur l'exceptionnelle richesse des eaux étudiées.

On peut ici reconnaître, parmi les Diatomées, une vingtaine d',,espèces de masse", responsables des poussées importantes (voir tableau II: groupes 4 et 5 dans la colonne ,,abondance maximum"). Le tableau IV permet d'en comparer la liste à diverses données analogues obtenues au cours de cycles annuels sur la côte des Indes (Subrahmanyan & Sarma, 1960) et sous diverses latitudes tropicales ou tempérées . Les coïncidences sont nombreuses.

Dans l'intervalle des poussées de Diatomées et de *Trichodesmium*, le microplancton peut être qualifié de sub-désertique, alors que la quantité de nannoplancton conserve tout au long de l'année un niveau élevé.

Le modèle des successions phytoplanctoniques défini par Margalef (1958) peut difficilement être appliqué ici: du fait d'une situation tout à fait littorale, de la soudaineté des variations du milieu en été, enfin, comme on le verra plus loin, d'un taux élevé de productivité, un grand nombre de poussées et de successions prennent place dans le cours de l'année; dans ces conditions, il semble bien qu'un rythme hebdomadaire pour les mesures de routine est insuffisant et ne peut rendre compte du détail des phénomènes.

Toutefois, les poussées de Diatomées et de Cyanophycées peuvent être réparties en deux groupes: l'un estival (*Rhizosolenia*, *Guinardia*, *Trichodesmium*), l'autre hivernal (*Chaetoceros*):

— dans le premier cas, la cause des proliférations microplanctoniques tient apparemment aux chutes de pluies (draînage d'éléments nutritifs) mais peut-être aussi à la force des vents de secteur sud-ouest (brassage des eaux). Les espèces qui dominent alors sont euryhalines (*Trichodesmium*, fig. 9), ou relativement tolérantes vis à vis de la salinité (*Rhizosolenia*, *Guinardia*, même fig.).

— le mécanisme des poussées hivernales est moins clair: un nouveau brassage s'effectuerait sous l'influence d'arrivée d'eaux du large (voir: courants, p. 4), celles-ci rendant compte de la présence d'un nombre relativement important d'espèces océaniques (voir plus haut: inventaire qualitatif). La possibilité d'un up-welling hivernal, dû à l'alizé du sud-est, n'est d'ailleurs pas exclue. Les *Chaetoceros* qui prolifèrent alors sont eurythermes mais nettement sténohalins (fig. 9).

On peut rapprocher ces conditions de celles décrites par Marshall (1933): dans la région de la Grande Barrière, les fluctuations saisonnières dépendent essentiellement de la force des vents. Les observations de Subrahmanyan (1959a—b) se rapprochent plus encore du cas présent: sur la côte des Indes, les poussées annuelles maximales surviennent au cours de la mousson humide, mais des vents importants provoquent, pendant la saison opposée, des poussées secondaires. Notons bien qu'à Nossi-Bé les pluies sont estivales, tandis qu'elles ont lieu en saison fraîche sur la côte des Indes. Le rôle de la température, invoqué par Subrahmanyan (1959b) n'est donc nullement déterminant.

4. Pigments photosynthétiques

a) Valeurs absolues

Les teneurs en pigments sont dans l'ensemble élevées, ce qui surprendrait dans un milieu tropical autre que purement côtier. Maestrini & Pizarro (1966) observent d'ailleurs dans le lagon de Tuléar des valeurs du même ordre; par contre, au large de Nossi-Bé les concentrations mesurées au cours de la croisière de l',,Anton Bruun" étaient nettement plus faibles (Anonyme, 1965: stations 412 à 414), comme il convient en milieu ,,océanique".

Les caroténoides constituent ici le groupe le plus important: de 0,20 à 1,30 MSPU/m^3 (station J): viennent ensuite les chlorophylles *a* et *c*, toutes deux variant entre 0,20 et 0,95 mg/m^3; les concentrations en chlorophylle *b* sont les plus faibles: de 0,05 à 0,28 mg/m^3.

Dans les quatre cas, à la station J (fig. 10), les variations sont très accidentées. La chlorophylle *b* ne présente pas de fluctuations autres qu'hebdomadaires: par contre les trois autres pigments montrent l'alternance saisonnière suivante:

— de septembre à janvier: valeurs annuelles minimales. A supposer qu'elle soit liée au cycle hydrologique, cette période est donc en retard de trois mois sur l'hiver hydrologique tel que défini p. 13.

— de février à septembre: teneurs plus élevées ou maximales, mais particulièrement accidentées (cette instabilité pouvant être rapprochée de celle des salinités pendant cette période).

Aux stations L et A, les phénomènes sont identiques, aussi seules les concentrations en chlorophylle *a* ont-elles été représentées sur la figure 18. Les variations sont toutefois beaucoup plus accidentées en A qu'en L, la station J apparaissant, de ce point de vue, intermédiaire entre les deux autres; ainsi l'alternance saisonnière décrite à la station J est-elle moins marquée en A et plus évidente en L.

Tableau IV. Diatomées dominantes à Nosy-Bé et en diverses régions du globe, au cours d'un cycle annuel.

Espèces dominantes à Nosy-Bé	Côte occidentale des Indes	Mer des Sargasses	Méditerranée (Marseille)	Manche (Roscoff)	Atlantique nord-ouest (Région de Long Island Sound)		
	Subrahmanyan & Sarma (1960)	Riley (1957)	Travers (1962)	Grall & Jacques (1964)	Riley (1952)	Conover (1956)	Smayda (1957)
Skeletonema costatum	+	.	+	+	+	+	+
Guinardia flaccida	+	.	.	+	+	+	.
Rhizosolenia Stolterfothii	+	+	.	+	.	.	.
R. imbricata var. *Shrubsolei*	.	.	.	+	.	.	.
R. styliformis var. *longispina*	.	?	.	.	.	.	.
Rhizosolenia setigera	.	.	.	.	.	.	.
Rhizosolenia calcar-avis	.	+	.	.	.	.	.
Rhizosolenia alata	.	+	.	.	.	.	.
Chaetoceros compressum	+	.	+	.	.	+	.
Chaetoceros laciniosum	+	?	.	.	.	.	.
Chaetoceros pelagicum	+	.	.	.	.	.	.
Chaetoceros breve	+	?	.	.	.	.	.
Chaetoceros messanense	.	+	.	.	.	.	.
Chaetoceros curvisetum	+	.	+	.	+	+	+
Chaetoceros tortissimum	.	.	.	.	.	+	.
Thalassiothrix Frauenfeldii	+	+	.	.	.	.	.
Asterionella notata	.	.	.	.	.	.	.
Nitzschia seriata	+	.	+	+	.	.	.
Nombre total d'espèces dominantes mentionnées (A Nosy-Bé: 18)	29	26	5	11	14	30	9

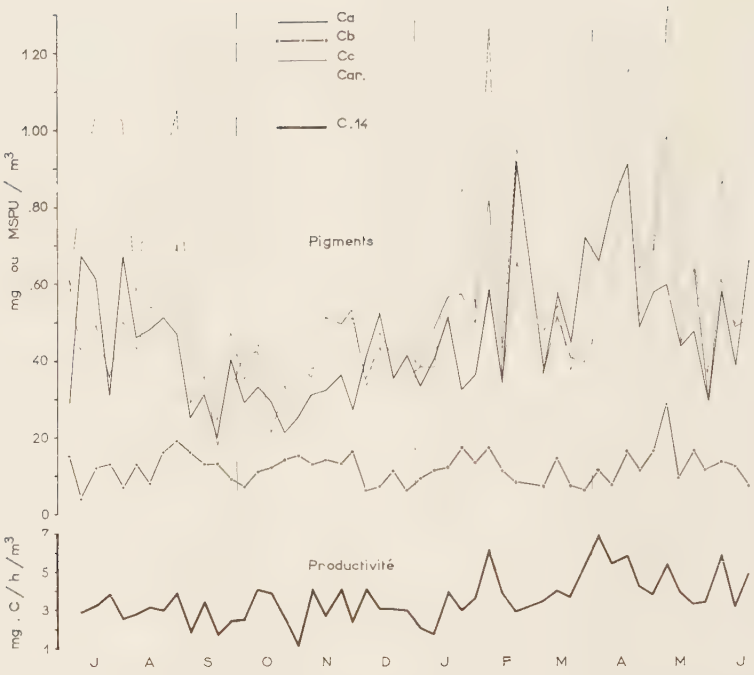


Fig. 10. Station J. Valeurs hebdomadaires des concentrations en pigments (chlorophylles *a*, *b* et *c*, et caroténoides) et de la production primaire in situ. (Cette figure a été antérieurement publiée dans une note préliminaire: Sournia, 1965a)

b) Relations inter-pigmentaires

Les mesures portées sur la figure 10 ont été reproduites différemment, après élimination du facteur „temps", sur la figure 11: en abcisses, teneurs en chlorophylle *a*; en ordonnées, concentrations correspondantes des trois autres pigments. En ce qui concerne la chlorophylle *b*, il est probable que les valeurs mesurées sont comprises dans l'intervalle des erreurs méthodologiques, et que les résultats ne sont pas significatifs (points dispersés parallèlement aux abcisses). On décèle par contre entre les chlorophylles *a* et *c* une corrélation positive, très hautement significative (probabilité 0,001; $r = 0{,}59$) selon l'expression linéaire:

$$C_c = 0{,}53\ C_a + 0{,}24\ .$$

Les caroténoides présentent une corrélation non moins significative ($r = 0{,}65$) d'équation:

$$\text{Car.} = 1{,}04\ C_a + 0{,}15\ .$$

(L'on s'est bien entendu assuré préalablement que les répartitions des quatre séries de valeurs peuvent être supposées normales).

Les rapports suivants ont été calculés: chlorophylles *a*/*b*, chlorophylles *a*/*c*, chlorophylle *a*/caroténoides, enfin rapport des densités optiques 430/665 mμ (Margalef, 1960): aucun d'eux ne présente de variations saisonnières certaines; mais par ailleurs, abstraction faite du facteur „temps", ces rapports se révèlent

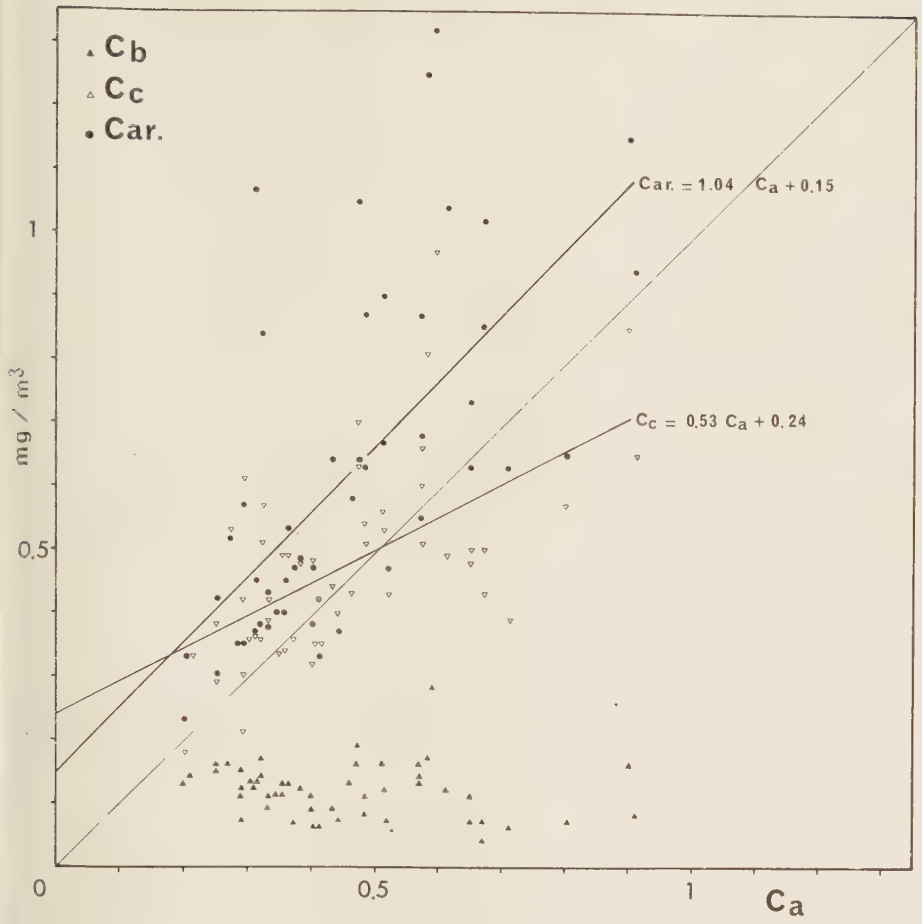


Fig. 11. Concentrations en chlorophylles *b* et *c*, et en caroténoides, en fonction des concentrations en chlorophylle *a* (station J)

mutuellement liés par diverses relations internes, comme l'ont montré Margalef (ibid., 1961a, 1963) et Margalef et al. (1959):

Un premier exemple en est donné sur la figure 12: relation inverse entre les rapports „chlorophylles *a*/*c*" et „densités optiques 430/665". Ayant vérifié que les deux variables peuvent être supposées normalement distribuées, l'on peut établir comme suit la droite de régression arithmétique:

$$C_a/C_c = -0{,}18\,(\text{D } 430/665) + 1{,}64\,.$$

(Avec $r = -0{,}525$; probabilité $< 0{,}001$)

Une telle équation linéaire est assurément approchée; est-elle en fait du type allométrique comme Margalef (supra) l'a montré pour diverses relations inter-pigmentaires? On ne peut l'assurer, puisqu'un calcul identique effectué sur les

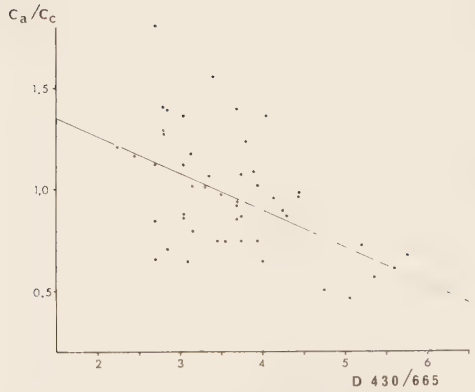


Fig. 12. Rapport des concentrations en chlorophylles *a* et *c*, en fonction du rapport des densités optiques à 430 et 665 mμ (station J)

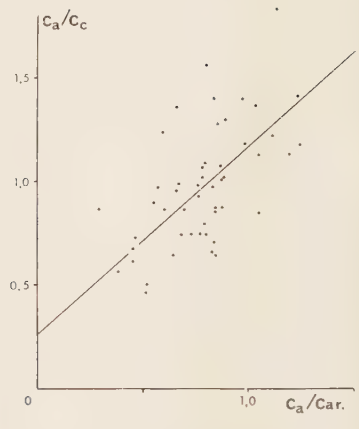


Fig. 13. Rapport des concentrations en chlorophylles *a* et *c*, en fonction du rapport des concentrations en chlorophylle *a* et en caroténoides (station J)

logarithmes des mêmes données conduit à l'équation:

$$\text{Log}\,(C_a/C_c) = -0{,}72\ \text{Log}\,(\text{D}\ 430/665) + 0{,}36\ .$$

Soit $C_a/C_c = (\text{D}\ 430/665)^{-0{,}72} \times 2{,}32$, pour un coefficient de corrélation identique, $r = -0{,}533$.

La corrélation entre les rapports „chlorophylles *a*/*c*" et „chlor. *a*/caroténoides" a été étudiée de la même manière. La relation linéaire est la suivante (fig. 13):

$$C_a/C_c = 0{,}90\,(C_a/\text{Car.}) + 0{,}26, \quad \text{avec} \quad r = 0{,}632\ .$$

On observe par ailleurs entre les logarithmes la relation suivante:

$$\text{Log}\,(C_a/C_c) = 0{,}56\ \text{Log}\,(C_a/\text{Car.}) + 0{,}38\ .$$

Soit $C_a/C_c = (C_a/\text{Car.})^{0{,}56} \times 2{,}39$ avec un coefficient de corrélation légèrement inférieur, $r = 0{,}574$: dans le présent cas, une corrélation allométrique est donc moins probable que la simple relation linéaire.

5. Production primaire

a) Mesures par le carbone-14

Le cycle annuel à la station J (fig. 10) montre, comme dans le cas des pigments, une évolution annuelle très accidentée; on ne peut parler d'alternance saisonnière que dans le sens suivant: les valeurs annuelles minimales surviennent entre septembre et début janvier, et les valeurs maximales pendant le reste de l'année.

Cette alternance disparaît presque entièrement à la station L, et complètement à la station A (fig. 18). Comme celles des pigments, les valeurs de la productivité sont plus élevées, et leurs fluctuations plus accidentées en A qu'en L.

Il faut ici faire une réserve sur la validité des mesures aux stations L et A: pour celles-ci en effet, le délai de temps écoulé entre le prélèvement et l'inoculation (environ 25 minutes pour L et 5 minutes pour A) pouvait faire craindre une erreur méthodologique. D'où

l'établissement, malheureusement tardif, de la station J (voir p. 10 et fig. 1). Diverses expériences en parallèle ont donc été effectuées dans le but d'évaluer cette incertitude. Leur conclusion est qu'un délai de 25 minutes entraîne une réduction de la productivité variant de 0 à 35%. Dans le cas de la station A, c'est à dire d'un délai de 5 minutes, la différence n'est pas décelable.

On peut donc attribuer à cette erreur méthodologique l'irrégularité des valeurs mesurées à la station L. La moyenne de celles-ci serait de plus à majorer de 20% environ.

Le haut niveau général des productivités peut s'expliquer par la situation littorale du secteur étudié. Mes chiffres sont d'ailleurs du même ordre que ceux de Maestrini & Pizarro (1966) pour le lagon de Tuléar (toutefois, les expériences de ces deux auteurs se sont déroulées en lumière artificielle). Par ailleurs, des mesures in situ ont été effectuées au large de Nossi-Bé au cours des croisières de la „Galathea" (Steemann Nielsen & Jensen, 1957) et de l'„Anton Bruun" (Anonyme, 1965; Ryther et al., 1966); les productivités mesurées sont naturellement beaucoup plus faibles, puisque relatives au domaine océanique; elles sont respectivement de 0,13 g carbone/m²/jour (station „Galathea" n° 218) et de 1,32—1,25—0,77, mêmes unités (stations „Anton Bruun" n° 412—413—414).

L'assimilation de carbone dans les bouteilles noires ne représente tout au long de l'année qu'un faible pourcentage (1 à 2%) de l'assimilation photosynthétique. Les méthodes de travail utilisées ne me permettaient pas d'évaluer avec précision d'éventuelles variations saisonnières ou locales; aussi ce phénomène sera-t-il laissé de côté.

Par ailleurs, les conditions d'éclairement n'ont été mesurées chaque semaine que de façon très approchée (nébulosité „à l'oeil nu"). C'est probablement pour cette raison que je ne puis observer de relation, à l'échelle annuelle, entre éclairement et production primaire; on verra par contre plus loin (p. 54) que cette relation est évidente à l'échelle des variations diurnes.

b) Comparaison avec les mesures par l'oxygène

Comme on l'a vu plus haut (p. 16), le taux relatif d'oxygène dissous in situ ne présente pas de variations saisonnières, et ne peut donc prêter à une estimation de la productivité annuelle. D'autre part, les variations nycthémérales seront étudiées plus loin (p. 50). Examinons ici les résultats des expériences effectuées parallèlement aux mesures par le carbone 14, de décembre 1963 à juin 1964 (méthodologie: p. 13). Les deux séries de valeurs sont reportées sur la figure 14: au cours des premières semaines, l'assimilation de carbone étant relativement faible, la corrélation avec le dégagement d'oxygène est peu apparente; ce dernier présente d'ailleurs quelques valeurs nulles ou négatives. A

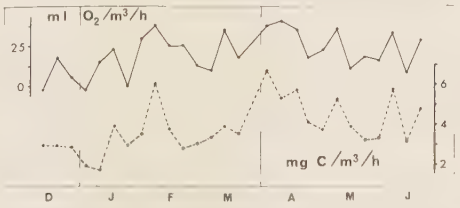


Fig. 14. Mesures en parallèle de la production primaire in situ: dégagement d'oxygène et assimilation de carbone (station J, de décembre 1963 à juin 1964). Il s'agit dans les deux cas de la production nette, telle que mesurée dans les bouteilles „claires".

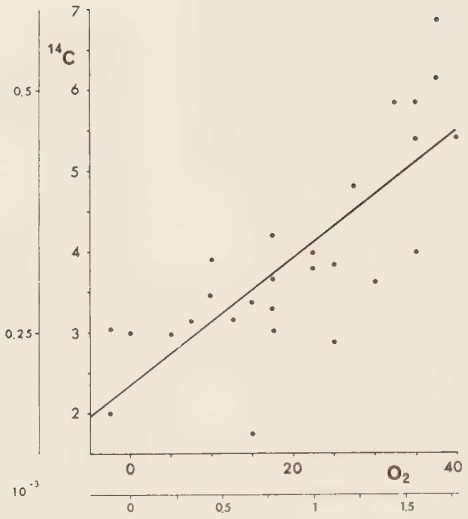


Fig. 15. Corrélation entre les deux séries de mesures de la figure 14. Echelles intérieures: mg carbone et ml oxygène par m^3 et par heure. Echelles extérieures: quantités équivalentes en molécules-grammes $\times 10^{-3}$

partir de la fin de janvier, et jusqu'à juin, la productivité étant plus élevée, le parallélisme est évident entre les deux courbes. La corrélation, reportée sur la figure 15, est très hautement significative (probabilité $<0{,}001$, avec $r = 0{,}78$); la droite de régression a pour équation:

$$^{14}C = 0{,}078\ O_2 + 2{,}35 \quad \text{(unités: mg carbone et ml oxygène/m}^3\text{/h)}\ .$$

Les valeurs moyennes de la production mesurée par les deux méthodes pendant ces six mois sont de 20,18 ml oxygène et 3,92 mg carbone/m^3/h; soit respectivement $0{,}901 \times 10^{-3}$ molécules-grammes et $0{,}327 \times 10^{-3}$ atomes-grammes. D'où le quotient photosynthétique apparent de 2,76. La signification de cette valeur sera examinée en conclusion de la présente étude (p. 62); cependant trois remarques peuvent être faites ici:

(1) A propos du rapport $^{14}C/O_2$, notons qu'il serait sans intérêt de l'évaluer par extrapolation sur la droite précédemment définie (pour $O_2 = 22400$, soit 1 mole, $^{14}C = 0{,}15$ mole) car, d'après ce que l'on sait de la validité comparée des deux méthodes (références ci-dessous, § 3), la relation n'est vraisemblablement pas linéaire dans un tel intervalle de valeurs.

(2) Les mesures de production par la méthode de l'oxygène utilisent traditionnellement des temps d'incubation prolongés: trois jours à l'origine (Gran, 1927; Gaarder & Gran, 1927), le plus souvent 24 heures ou davantage (Riley, 1938, 1941a; Steemann Nielsen, 1951a; Williams & Murdoch, 1966). Or l'importance des phénomènes secondaires affectant ces résultats a souvent été signalée (Steemann Nielsen, 1952; Pratt & Berkson, 1959, etc.). Il faut donc remarquer que les présentes mesures sont parfaitement cohérentes, bien qu'effectuées dans les conditions naturelles d'éclairement et pendant des temps d'exposition réduits (4 heures); d'ailleurs, des durées de 2 heures ont même été

pratiquées avec succès, in situ, par Ryther, Yentsch et al. (1958) et Occhipinti et al. (1961).

(3) La comparaison des deux méthodes a été le plus souvent établie sur cultures et en éclairage artificiel (Ryther, 1955, 1956b—c; Ryther & Vaccaro, 1954; Ryther & Yentsch, 1958; McAllister, 1961). Néanmoins, mes observations in situ vérifient l'opinion générale selon laquelle les deux méthodes sont susceptibles de fournir des résultats „comparables" dans le cas de milieux eutrophiques en éclairement sub-optimal.

6. Corrélations entre biomasse et productivité

Nous avons examiné plus haut quelques corrélations internes entre divers pigments chlorophylliens, ainsi que la relation entre les mesures de production par les deux méthodes de l'oxygène et du carbone 14. Nous pouvons maintenant passer à l'étude comparée des teneurs en chlorophylle *a* (ce pigment étant considéré comme le plus représentatif) et des productivités, étude qui aboutira à une nouvelle corrélation statistiquement très significative. On verra ensuite, par contre, que dès que la composition taxinomique du plancton entre en jeu, il n'est plus question que de vagues analogies: les causes de ce phénomène seront discutées en conclusion de ce chapitre („rôle du nannoplancton").

a) Production primaire et chlorophylle *a*

Ces deux séries de valeurs, observées parallèlement en fonction du temps (fig. 10 ou 16) suggèrent une corrélation positive, qui devient évidente sur le graphique de la figure 17. L'équation de la droite de régression s'écrit:

$$^{14}C = 3{,}76\ C_a + 1{,}82 \quad \text{(Probabilité: 0,01; } r = 0{,}38)\ .$$

Unités: ^{14}C = production nette in situ, mg carbone/m³/h;

C_a = chlorophylle *a*, mg/m³.

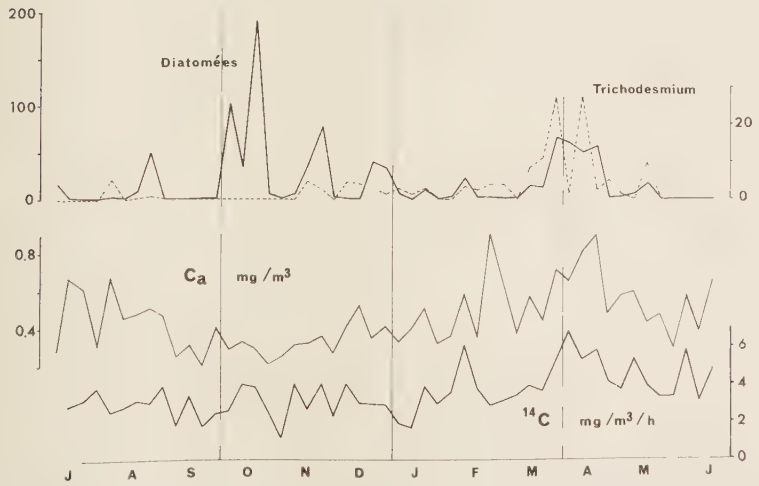


Fig. 16. Comparaison de la biomasse et de la production à la station J. Diatomées (milliers de cell./l), *Trichodesmium* (milliers de filaments/l), chlorophylle *a*, et production nette in situ

Par extrapolation, on obtient la valeur suivante de la production pour une unité de pigment: 5,58 mg carbone/h/mg chlorophylle *a*. Par ailleurs, le rapport des deux valeurs moyennes ($^{14}C = 3{,}51$; $C_a = 0{,}45$) est de 7,80[1]).

Dans les eaux étudiées, le rapport „assimilation de carbone/chlor. *a*" (mêmes unités) varie de 3,2 à 13,3 (station J), et ne présente pas de variations saisonnières, à l'encontre des observations de Menzel & Ryther (1961) dans la mer des Sargasses, de Steele & Baird (1961) en mer du Nord et d'Anderson (1964) sur la côte occidentale des USA; d'autre part, ce rapport suit davantage les variations des productivités que celles des concentrations en pigment.

Cette question sera reprise en conclusion du présent travail (p. 64).

Notons que les mesures de productivité effectuées pendant les six derniers mois par la méthode de l'oxygène conduisent elles aussi à une corrélation positive avec les teneurs en chlorophylle *a*:

$$O_2 = 42{,}64\ C_a - 1{,}88 \quad \text{(Probabilité: 0,001 ; } r = 0{,}57\text{)}.$$

Unités: O_2 = production nette in situ, ml oxygène/m³/h;

C_a = chlorophylle *a*, mg/m³.

En supposant le quotient photosynthétique égal à 1,25 (Ryther, 1956b; McAllister et al., 1964), cette équation conduit aux valeurs de 17,47 (par extrapolation) ou 16,72 (moyennes) mg de carbone/h/mg chlor. *a*.

b) Incertitudes sur la composition taxinomique

Reprenons la figure 17: les principales poussées microplanctoniques ont été indiquées par l'initiale du nom du genre; les points dépourvus de lettre désignent les mesures dans lesquelles le microplancton ne joue qu'un rôle quantitatif très réduit (ou pratiquement nul). Il apparaît alors que les points représentatifs des trois genres sont relativement groupés, et correspondent à trois niveaux de productivité différents, mais qu'ils s'intègrent de façon homogène au reste des mesures, à l'exception peut-être de *Rhizosolenia*. Ainsi, la relation entre production et chlorophylle *a* semble-t-elle constante ou, du moins, indépendante de la composition taxinomique du plancton (rappelons que les expériences en cause se sont déroulées in situ en éclairement sub-optimal).

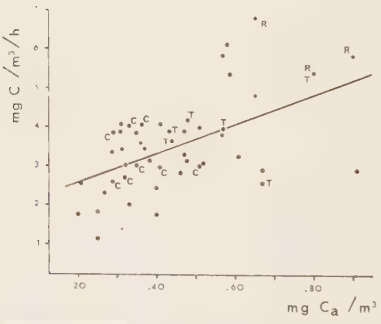


Fig. 17. Corrélation entre biomasse et production, d'après les données de la figure 16. Les poussées majeures du microplancton sont indiquées par les initiales R, C, (*Rhizosolenia*, *Chaetoceros*: >30000 cell./l) et T (*Trichodesmium*: >5000 filaments/l).

[1]) Dans la bibliographie, le rapport en question est parfois exprimé, de façon assez hasardeuse, par extrapolation sur la droite de régression (Shimada, 1958); il est le plus souvent donné sous la forme du simple rapport des mesures ou des moyennes de celles-ci. La signification mathématique étant différente dans les deux cas, le procédé utilisé devrait être précisé par les auteurs.

Le même graphique montre que, dans l'ensemble, les points „à microplancton" et les points „sans microplancton" voisinent sans discrimination possible. Dans le même sens, la figure 16 prouve que pigments et production ne sont pas affectés par les phases d'extinction du microplancton.

Dans le détail, aucune corrélation sûre n'apparaît entre l'évolution globale du microplancton, ou celle d'un genre particulier, et les variations des pigments photosynthétiques et de la production: quelques analogies sont observables (fig. 16), mais les contradictions sont aussi nombreuses (signalons toutefois un fait, bien connu depuis Margalef (1960, etc.): le rapport des densités optiques à 430 et 665 mμ, compris ici entre les valeurs extrêmes 2 et 6, descend aux environs de 3 lors des poussées de Diatomées).

On peut donc dire, devant cet apparent désordre, que l'essentiel nous échappe en ce qui concerne la composition taxinomique sous son aspect quantitatif. Ceci tient à trois causes possibles:

(1) erreurs d'échantillonnage, et imprécision du comptage. (Voir: méthodologie, p. 11).

(2) défaut d'évaluation de la biomasse: selon divers auteurs, en effet, l'évaluation quantitative de la composition du phytoplancton en termes de nombre de cellules par volume d'eau de mer est défectueuse, ou même constituerait le plus incertain des critères utilisables (Riley, 1941 b). Cette pratique, la plus répandue car la plus simple, devrait-elle être abandonnée au profit d'une évaluation du volume total des cellules (Harvey, 1950), ou mieux encore, de leur surface totale (Paasche, 1960) ? Dans un récent et remarquable travail sur ce problème, Smayda (1965) a repris l'ancienne notion de volume plasmatique de Lohmann (1908).

(3) un troisième point, eu égard à son importance, justifie un paragraphe particulier:

c) Rôle du nannoplancton

L'importance et les variations du nannoplancton n'ont été évaluées dans cette étude que de façon très approchée (cf. p. 11). Or le rôle quantitatif de cette catégorie d'organismes est actuellement clairement démontré. Suggéré par la théorie, sur la considération du cycle annuel des divers éléments minéraux (Atkins, 1945), il a été ensuite prouvé expérimentalement sous ses divers aspects:

(1) par comptage direct des organismes (Riley, 1957; Hulburt et al., 1960; Teixeira & Kutner, 1963; Wood, 1963a). Le rôle particulier de certaines espèces a été d'autre part étudié par Parke, 1949 (six espèces nouvelles de Flagellés), Knight-Jones & Walne, 1951 (*Chromulina*), Collier & Murphy, 1962 (*Chaetoceros*), etc.

(2) par le dosage des pigments chlorophylliens (Riley, 1938, 1941a; Miller et al., 1953).

(3) par la méthode du carbone 14 (Steemann Nielsen & Jensen, 1957; McAllister et al., 1960; Holmes & Anderson, 1963; Saijo, 1964; Anderson, 1965).

(4) par le dosage du carbone organique (Mullin, 1965).

(5) par l'emploi simultané des méthodes 1 et 2 (Riley et al., 1949; Wood & Davis, 1956), 1 et 3 (Teixeira, 1963), 2 et 3 (Saijo & Takesue, 1965), enfin 1, 2 et 3 (Ventsch & Ryther, 1959). S'ajoute à cette longue énumération le

travail de Williams & Murdoch (1966) basé sur des comptages de cellules, des analyses de pigments et des mesures de production par la méthode de l'oxygène.

Toutes ces recherches attestent l'importance quantitative souvent prépondérante du nannoplancton, ce que confirment mes observations à Nossi-Bé: dans la baie étudiée, le nannoplancton représente pendant la plus grande partie de l'année, à défaut de microplancton, l'essentiel de la biomasse et de la production primaire.

On a fait allusion plus haut (p. 11) aux difficultés pratiques d'étude et de dénombrement des nannoplanctontes: il faut constater en effet, et déplorer, que, parmi toutes les techniques de „routine" utilisées dans les recherches sur le phytoplancton (techniques microscopiques, biochimiques, physiologiques . . .) les moyens d'étude du nannoplancton sont de loin les moins développés.

7. Comparaison des stations L et A

Laissant de côté la station J, en quelque sorte intermédiaire entre les deux autres et occupée pendant 12 mois seulement, comparons maintenant les résultats obtenus aux deux stations extrêmes L (ouverture de la baie) et A (au fond de la baie) de mars 1963 à juin 1964.

Les salinités hebdomadaires (fig. 18) présentent deux types d'écarts dans le

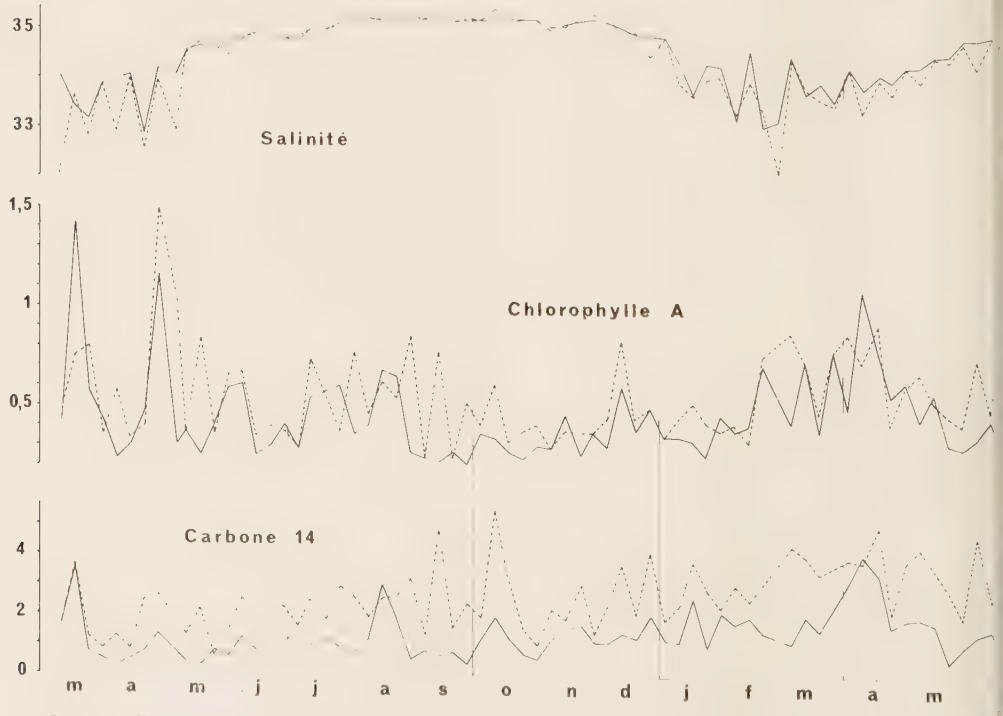


Fig. 18. Comparaison des stations L, à l'ouverture de la baie (trait continu) et A, au fond de la baie (tireté). Chlorophylle *a* en mg/m³, et production en mg carbone/m³/heure

cours de l'année: en saison humide, la station A tend à être dessalée par rapport à l'autre, du fait de l'influence plus proche des eaux douces terrigènes: en saison sèche par contre, les salinités en A peuvent être légèrement excédentaires, par suite d'une évaporation plus intense. Cependant, cette inversion saisonnière n'a pas révélé de corrélation avec le développement planctonique.

Les principaux aspects quantitatifs du phytoplancton sont reportés sur le tableau V sous forme de moyennes annuelles. Les méthodes statistiques permettent de définir dans chaque cas la signification de la différence observée entre les deux stations (probabilité pour que les deux moyennes soient tirées de „populations" différentes). Sur les neuf caractères étudiés, quatre seulement montrent des différences significatives; en d'autres termes, seules apparaissent comme fondamentalement différentes à l'échelle annuelle: les concentrations en chlorophylle *a*, les quantités de nannoplancton (malgré l'imprécision des comptages), les taux de fixation du carbone 14, enfin les rapports des densités optiques à 430 et 665 mμ. Sous les trois premiers aspects, la station A, la plus littorale, est la plus productive; la différence significative observée entre les rapports D 430/665 confirme cette discrimination (cf. Margalef, 1960, 1963, etc.).

Dans le détail, et non plus à l'échelle annuelle, les deux stations semblent affectées de différences périodiques, apparemment hebdomadaires (fig. 18): il était tout indiqué de rechercher là une corrélation possible avec le phénomène de la marée, qui présente à Nossi-Bé, entre autres périodes, un rythme de 15 à 17 jours (cf. p. 6). Une première approche révèle alors que les écarts entre les deux stations (salinité, chlorophylle *a*, carbone 14, et nannoplancton) tendent à une relation inverse avec la hauteur de la marée; la relation est plus évidente

Tableau V. Valeurs moyennes entre mars 1963 et juin 1964 des principaux caractères étudiés, et signification statistique des différences observées entre les deux stations

	Station A (la plus littorale)		Station L („océanique")	ε		Degré de signification
Chlorophylle *a* mg/m³	0,55	>	0,45	2,61	→	<0,01
Chlorophylle *b* mg/m³	0,19	>	0,18	0,67		différence non significative
Chlorophylle *c* mg/m³	0,71	>	0,67	0,75		
Caroténoides MSPU/m³	0,94	>	0,90	0,36		
D 430/665 mμ	4,30	<	5,08	2,15	→	0,03
Production nette mg C/m³/h	2,63	>	1,34[1])	7,75	→	≃ 0
Diatomées cell./l	17200	<	22000	0,74		différence non significative
Trichodesmium filaments/l	2400	<	3300	1,00		
Nannoplancton cell./l	86000	>	64000	4,78	→	≃ 0

[1]) Moyenne probablement supérieure de 20% environ (voir p. 35).

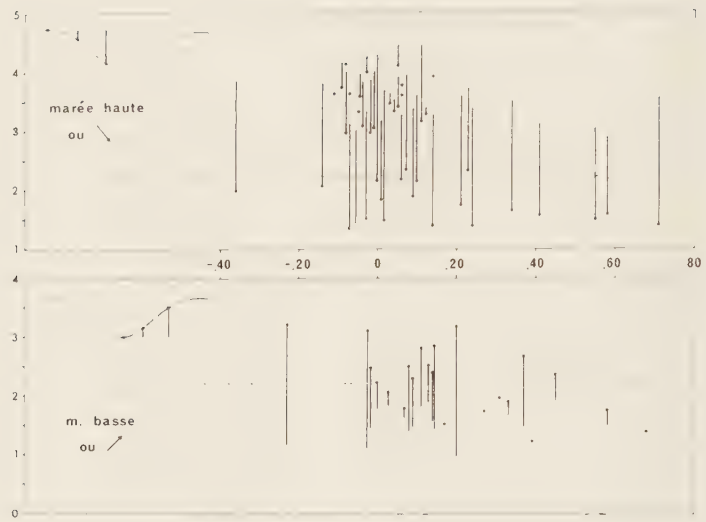


Fig. 19. Ecart des teneurs en chlorophylle *a* aux deux stations L et A (différence algébrique A—L, en abcisses), en fonction de la hauteur de la marée (en ordonnées). Tireté: niveau moyen de la mer. Points isolés: prélèvements effectués à l'heure précise de la pleine mer ou de la basse mer. Segments: prélèvements effectués lors d'un niveau intermédiaire; dans ce cas, l'extrémité libre du segment indique la hauteur de la pleine mer ou de la basse mer précédente

si l'on évalue le niveau instantané en fonction de la hauteur de la pleine mer ou de la basse mer précédente. D'où l'essai suivant de représentation graphique:

Le cas de la chlorophylle *a* a été pris à titre d'exemple (fig. 19). Pour plus de clarté, on a réparti les données en deux groupes: marée haute ou descendante, marée basse ou montante; le fait que les mesures soient plus nombreuses dans le premier cas traduit simplement le rythme propre de la marée: à l'heure du prélèvement (environ 07.00) celle-ci est plus souvent haute que basse (cf. p. 6).

— graphique supérieur: les marées hautes (points, ou segments courts) correspondent aux plus faibles écarts en pigment; les écarts les plus importants surviennent pour les niveaux les plus éloignés de la marée haute.

— le graphique inférieur complète le précédent: les écarts les plus forts correspondent principalement aux basses mers.

Je n'ai pu par ailleurs établir de distinction entre les périodes de morte-eau et de vive-eau.

Ces phénomènes sont à rapprocher du fait que les teneurs en matières organiques, mesurées par l'absorption de l'ultraviolet, sont à la station A plus élevées à marée basse qu'à marée haute (Sournia, 1965b).

On peut donc dire que la marée a pour effet d'amplifier périodiquement les différences physico-chimiques et biologiques entre les deux stations: en A, les eaux de marée basse sont relativement plus „littorales", donc plus productives, et les eaux de marée haute relativement plus „océaniques", alors que cette distinction ne se manifeste pas à la station L, plus éloignée de la côte.

III. Variations nycthémérales

1. Introduction

La connaissance des variations nycthémérales du phytoplancton, sous leurs aspects qualitatifs et quantitatifs, demeure actuellement fragmentaire, et les données disponibles sont parfois contradictoires. Les difficultés sont ici de double nature: pratiques tout d'abord, puisque l'expérimentation doit fournir un grand nombre de mesures dans un intervalle de temps réduit (trop de „cycles" ont été établis sur la base de quelques mesures seulement); de ce point de vue, le progrès des techniques devrait permettre de réaliser plus souvent des enregistrements continus, du moins pour les variables physico-chimiques (cf. Teal & Anwisher, 1966; Schramm, 1966; Kinsey, 1967), probablement bientôt aussi pour les paramètres phytoplanctoniques eux-mêmes (Margalef, 1966). Les difficultés théoriques, d'autre part, tiennent elles-mêmes en deux points principaux: 1) lorsque la précision des mesures entre en compétition avec l'amplitude des variations, une étude méthodologique et statistique serait seule apte à décider de la signification des résultats: certains auteurs avouent leur incertitude (Ryther et al., 1961; McAllister, 1963), mais la plupart passent outre. 2) La multiplicité des causes possibles rend délicate l'interprétation des phénomènes.

Un bref historique peut être tracé ici en trois points, le cas des eaux douces étant laissé de côté (voir à ce sujet Verduin, 1957; Ohle, 1958; Ichimura, 1960):

— l'usage le plus ancien est celui des comptages directs au microscope, qui dans certains cas ont pu être reliés, du moins partiellement, au rythme de la marée (Allen, 1923, 1927; Nöberg, 1927; Rangarajan, 1959; Teixeira & Kutner, 1963) ou aux variations de la salinité (Ryther et al., 1958; Teixeira & Kutner, loc. cit.; Angot & Gérard, 1967). Un rythme solaire est fréquemment observé (Silva, 1956; Wood, 1963a, 1964; Wood & Corcoran, 1966); en rapport avec ce phénomène, la possibilité de migrations verticales a été retrouvée chez certaines espèces de Péridiniens (Hasle, 1950, 1954; Sweeney & Hastings, 1958; Soli, 1966) ainsi que chez une Diatomée (Hardy, 1935).

— les variations nycthémérales du milieu physico-chimique sont connues de longue date: Legendre (1909) cite deux travaux effectués en 1844 et 1846 par dosage eudiométrique de l'oxygène (voir aussi Jacobsen, 1912; McClendon, 1918; Orr & Moorhouse, 1933, etc.). La mesure de l'activité photosynthétique à partir des variations in situ de l'oxygène dissous semble remonter à Pütter (1924). Cette méthode a été développée par divers auteurs (voir références des travaux russes in Winberg, 1958), particulièrement par Odum (1956) et Odum & Hoskin (1958).

— ce que l'on pourrait appeler „l'ère moderne de la phytoplanctologie" (1952: avènement simultané de la méthode spectrophotométrique de Richards & Thompson, et de la méthode du carbone-14 de Steemann Nielsen) a donné lieu à diverses recherches sur les variations de la biomasse et de la productivité; ces travaux sont reportés dans le tableau VI, et seront discutés dans la suite de cette étude.

Au total, les données actuelles sur les variations de la composition taxinomique ne prêtent qu'à une seule généralisation: cellules souvent plus nombreuses le jour que la nuit. D'autre part, la capacité photosynthétique (production horaire en éclairage artificiel constant) montre presque constamment un maximum au début du jour et un minimum au début de la nuit: ce résultat a été du moins obtenu par la méthode du ^{14}C (Doty & Oguri, 1957; Yentsch & Ryther, 1957; Shimada, 1958; McAllister, loc. cit., Doty et al., 1963) celle de l'oxygène ayant conduit à un schéma légèrement différent (Lorenzen, 1963). Les données relatives aux concentrations en pigments sont par contre purement contra-

Tableau VI. Principales recherches récentes sur les variations nycthémérales de la biomasse phytoplanctonique, de la production primaire et du milieu (voir autres références dans le texte). L'ordre est chronologique. Les parenthèses indiquent des mesures accessoires (non nycthémérales). Les indications de latitude (première colonne) facilitent le rapprochement, éventuel avec la théorie de Doty (loc. cit.)

Auteurs	Comptage des cellules	Pigments chlorophylliens	Production en flacon clos		Oxygène in situ	Energie lumineuse	Divers
			^{14}C	O_2			
Doty & Oguri (1957) Pacifique équatorial	·	·	Incubateur	·	·	·	·
Yentsch & Ryther (1957) Woods Hole, 42° N	·	+	Incubateur	·	·	(+)	·
Yentsch & Scagel (1958) Friday Harbor, 49° N	+	+	·	·	(+)	+	PO_4
Ryther et al. (1958) Long Island, 41° N	+	+	·	in situ	+	+	PO_4, NO_3, pH
Shimada (1958) I. Clarion, 18°N	·	+	Incubateur	·	·	·	·
Odum & Hoskin (1958) Texas, Antilles . . .	·	·	·	+	+	·	·
Doty (1959) (Compilation)	·	·	Incubateur	·	·	·	·
Humphrey (1960) Sydney, 34° S	·	+	·	·	·	·	·
Ryther et al. (1961) Bermudes, 32° N	·	+	„simulated in situ“	·	·	+	PO_4, NO_3, NO_2 Zooplancton
Ryther & Menzel (1961) Atlantique, 16—32 ° N	·	+	„simulated“ in situ”	·	·	+	·

Angot (1961) Pacifique, 22° S	·	-	Incubateur et in situ	·		·
Occhipinti et al. (1961) Sao Paulo, 25 ° S			·	in situ	·	PO_4, pH, marée
Jones (1963) Miami, 25 °N	·	·	·	in situ	—	·
Lorenzen (1963) Long Island, 41° N	?	-	·	Incubateur	·	PO_4, NO_3
Mc Allister (1963) Pacifique, 50° N	·	—	Incubateur	·	·	·
Alexander & Corcoran (1963) Floride, 26—28° N	·	-	·	·	·	PO_4, σ t
Goering et al., 1964 Bermudes, 32° N.	·	-	Incubateur	·	·	Assimilation de NH_4 et NO_3
Wood & Corcoran (1966) Stations diverses	—		·	·	·	D.S.L., „grazing"
Angot & Gérard (1967) Nosy-Bé, 13° S			in situ	·		
Observations personelles Nosy-Bé, 13 °S			in situ	·	approxi-mative	Courants, marée

dictoires: il apparait seulement que la synthèse de la chlorophylle est inhibée par les forts éclairements.

Outre les phénomènes, les mécanismes nycthéméraux eux aussi restent à définir et prêtent parfois à controverse: en particulier, les relations exactes entre lumière, pigments et photosynthèse sont confuses, car il est délicat de „distinguer les causes des effets" (Yentsch & Ryther, 1958). Les mesures de production se heurtent de plus à la difficulté d'évaluer les taux respectifs de la respiration diurne et nocturne. D'autre part, il n'est nullement prouvé que les variations de l'activité photosynthétique soient dues à celles du nombre de cellules chlorophylliennes (contra Wood & Corcoran, loc. cit.), ou de la quantité même de chlorophylle dans les cellules: au contraire, comme j'ai pu le montrer tout récemment (1967 b), les variations propres de la capacité photosynthétique de la chlorophylle *a* jouent dans ces phénomènes un rôle fondamental. Enfin, l'effet de „broutage" a été invoqué par la théorie (Steemann Nielsen & Jorgensen, 1962; McAllister, loc. cit.) et vérifié de façon approchée (Wood & Corcoran, loc. cit.), mais reste à évaluer quantitativement.

2. *Méthodes*

Mes résultats tiennent ici en huit séries d'observations de 24 à 38 heures chacune, échelonnées tous les 2 ou 3 mois entre avril 1963 et juin 1964: s'y ajoutent occasionnellement les mesures quotidiennes effectuées à la station J par le personnel technique du Centre d'Océanographie, et aimablement communiquées par celui-ci.

Sur le plan technique, ces huit séries ne sont pas homogènes, car l'expérimentation a été amplifiée de l'une à l'autre, dans le but d'augmenter le nombre et la diversité des mesures: ainsi:

— en avril 1963: 8 prélèvements en 24 heures, à une profondeur unique (1 m) avec les mesures suivantes: température, salinité, comptages au microscope inversé, et analyse des pigments photosynthétiques,

— en avril 1964: 26 prélèvements en 38 heures, à deux niveau (1 et 7 m), avec trois mesures supplémentaires: oxygène dissous, photométrie sommaire, et production par le carbone 14.

Pour l'essentiel, les méthodes sont celles précédemment décrites dans l'étude du cycle annuel: je ne signalerai donc que les différences et les aspects nouveaux.

a) Stations

Les huit séries d'observations, que je désigne chronologiquement de I à VIII, peuvent être groupées comme suit:

— I (2 avril 63), station J. Seule des huit séries, celle-ci ne comporte ni „O_2", ni „^{14}C". Cette „opération préliminaire" s'est trouvée coïncider avec une prolifération brutale de *Trichodesmium* (cf. Sournia, 1965 b, et s. presse, c).

— II (29 mai) et III (3 juin), station J. Ces deux journées rapprochées ont été choisies de façon à tester l'influence de la marée (heures des PM et BM opposées dans les deux cas). Malheureusement les conditions météorologiques ont également différé puisqu'on avait: en II, ciel couvert (nébulosité moyenne 5/8) et pluvieux (total des pluies: 16,4 mm), en III, ciel clair (1/8) et précipitations négligeables (0,6 mm).

— IV (1er sept.), V (10 nov.), VI (10 févr. 64) et VII (12—13 avril). Dans le but d'étudier les variations selon la profondeur, la station J a été abandonnée: les mesures ont été effectuées à bord du navire de recherches du Centre, l' „Ambariaka", mouillé à 200 mètres de la

station J, sur un fond de 9 mètres. Un second niveau (7 m) a ainsi pu être ajouté au niveau subsuperficiel (1 m) utilisé dans les séries I—III ainsi qu'au cours du cycle annuel.

— VIII (2 juin 64). L'objet de cette dernière série était l'étude des variations nycthémérales aux deux stations L et A, dont on a examiné plus haut les variations saisonnières (p. 40). Les prélèvements ont donc été effectués à l'aide d'un canot automobile rapide (Zodiac), un minutage constant étant respecté entre les prises d'eau aux deux stations et le traitement des divers échantillons; le navire „Ambariaka", au mouillage comme précédemment, servait de base d'opérations.

b) Rythme des mesures

Les mesures couvrent des intervalles de 24 heures (I et VIII), 30 heures (II à VI) ou 48 heures (VII). Le rythme des mesures était le plus souvent de trois heures; pendant le jour, cet intervalle était légèrement augmenté ou diminué, selon la saison, en fonction du cycle solaire: de cette façon les expériences par le ^{14}C débutaient toujours au lever du soleil et se terminaient au coucher. D'autre part, lors de la série VII, un rythme de 1 h 30 a été suivi pour les mesures hydrologiques.

Un problème pratique est de concilier les exigences respectives des cycles nycthéméraux du phytoplancton et du phytoplanctologiste . . .: la solution la plus avantageuse semble bien celle réalisée en VII: mesures réparties — en plus grand nombre possible — entre le lever du soleil et le crépuscule du jour suivant.

c) Pigments photosynthétiques; carbone 14

Au sujet des pigments photosynthétiques , une seule modification à la méthode décrite au début de ce travail (p. 11): pour les séries IV à VIII, la filtration a pu être effectuée sur place, c'est à dire à bord de l'„Ambariaka", avec le même dispositif „Millipore" (la pompe étant alimentée par un groupe électrogène); le délai de transport au laboratoire est donc dans ce cas supprimé.

Les mesures de production se sont ici encore déroulées in situ; pour les séries II et III (station J), une seule modification au processus hebdomadaire (cf. p. 12): les échantillons étaient exposés par paires pendant trois et six heures, et non pendant une période unique de 24 heures. Pour les séries IV à VIII („Ambariaka") un filin était attaché au flotteur de façon à exposer les échantillons de 7 mètres à leur niveau d'origine; l'ensemble était maintenu à l'écart de l'ombre du bateau.

d) Mesures diverses

Lors des séries VI et VII, les courants ont été suivis, à la profondeur 4 m, au moyen d'un courantomètre Ekman; les mesures, de 8 min. chacune, étaient espacées à des intervalles de 45 min. environ.

La pénétration de la lumière a été évaluée au moyen du disque de Secchi (IV à VIII). La nébulosité a été notée „à l'oeil nu" en octas. Enfin, l'énergie lumineuse n'a pu être mesurée que de façon approchée et relative, au moyen d'une cellule photoélectrique dirigée vers un écran blanc, celui-ci orienté perpendiculairement à la direction du soleil; le procédé employé ayant quelque peu varié d'une série à l'autre, les résultats obtenus aux diverses époques de l'année ne sont pas quantitativement comparables (les résultats relatifs à la nébulosité sont bien entendu comparables, mais moins précis).

3. Conditions hydrologiques

a) Température et salinité en surface

Sur ces deux points mes observations confirment ou complètent celles de Ménaché (1957), Gérard (1964) et Angot & Gérard (1967).

Aux différentes périodes de l'année, les variations nycthémérales de la température décrivent un cycle identique: maximum vers 15 h, minimum à la fin de la nuit, et amplitude, relativement constante, comprise entre 1° et 1°, 5.

Par contre, l'évolution des salinités diffère selon la saison: de manière générale les valeurs sont plus fortes le soir que le matin, par suite de l'évaporation diurne et du caractère essentiellement nocturne des précipitations (écart moyen de juillet 1963 à juin 1964, pour 300 mesures: 0,8‰): cependant, l'amplitude de cette variation est souvent réduite en hiver, tandis qu'elle est plus considérable — mais très variable — en été: pendant cette dernière saison, le sens de la variation peut d'ailleurs être inversé (Ménaché, Gérard, loc. cit.) à la suite de pluies diurnes.

Au sujet de l'influence possible de la marée sur la salinité, il semble que l'alternance „pleine mer-basse mer" soit sans effet à la station J (au sujet de la station A, voir p. 41); on peut penser que, si un tel rythme existe, il est masqué par les variations précédentes. Cependant la marée exerce, selon Angot & Gérard (loc. cit.) une action à longue période: ces deux auteurs ont en effet décelé en avril 1965 une corrélation entre salinité journalière moyenne et hauteur de la pleine mer le même jour; il s'agit dans ce cas d'un rythme „morte eau — vive eau", dont la période est de 14 jours environ. Ce phénomène reste à généraliser pour les différentes saisons.

b) Diagrammes T–S en surface et en profondeur

Les séries IV à VII, comportant des mesures parallèles à 1 et 7 mètres, permettent de comparer l'évolution nycthémérale de la température et de la salinité aux deux niveaux. Les phénomènes peuvent être représentés sur des diagrammes T–S, dont un exemple est donné sur la figure 20 (partie supérieure).

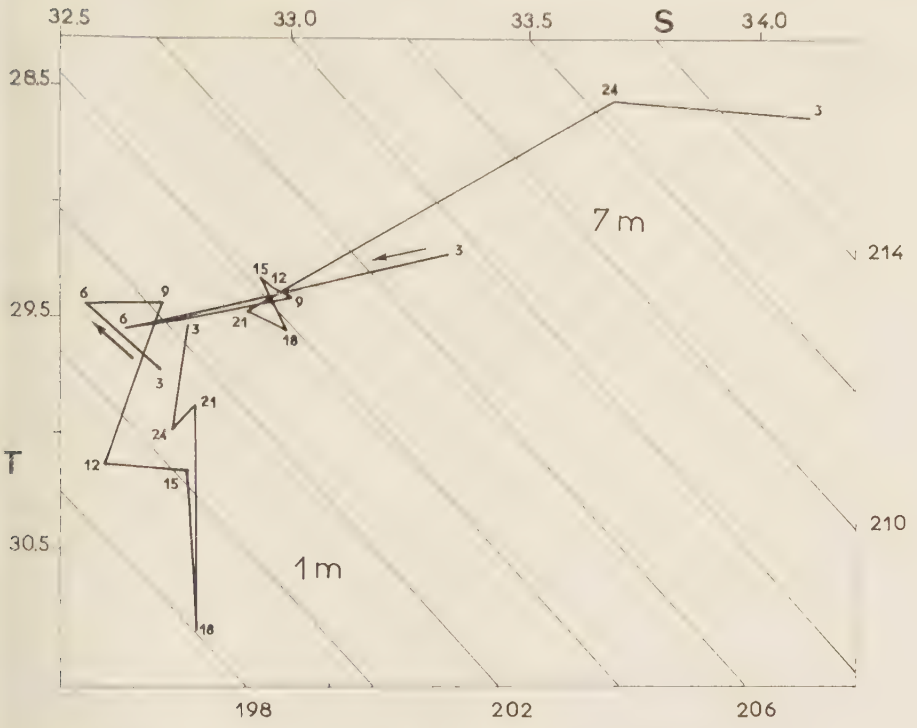
Malgré des différences de détail dans les quatre cas étudiés, il apparaît clairement que les cycles des températures et salinités sont différents aux deux profondeurs. De façon générale, les variations de température sont plus importantes à 1 m, et les variations de salinité beaucoup plus considérables à 7 mètres. En outre, la différence entre les densités aux deux profondeurs n'est pas constante: ceci apparaît plus nettement si l'on joint deux par deux les points correspondants à une même heure (fig. 20, partie inférieure): dans le cas ici étudié (série VI) les deux couches d'eau sont homogènes à 6 et 9 h, puis le sont de moins en moins jusqu'à 18 h: on observe une nouvelle homogénéité à 21 h; la stratification est enfin maximale à 24 et 3 heures. Les séries IV et V montraient un cycle analogue, à cette différence que la stratification croissait régulièrement de 11 à 2 h 30.

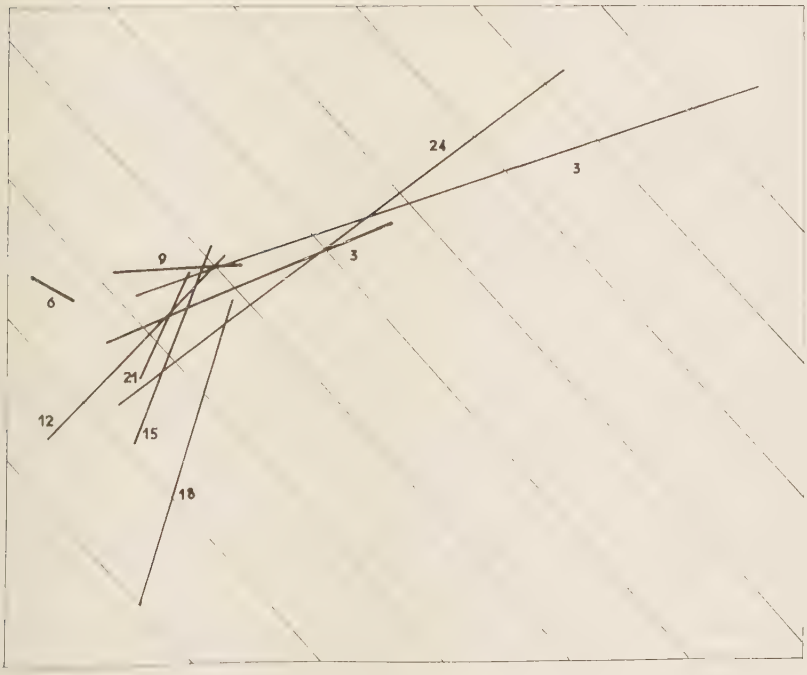
Dans le cas de mesures s'étendant sur plus de 24 heures, la représentation graphique sur un diagramme T–S devient confuse. Aussi ai-je procédé différemment pour la série VII (fig. 21): un changement d'axes permet d'introduire une nouvelle dimension, le temps. Ce graphique a donc été construit en deux étapes:

— Diagramme T–S identique à celui de la figure 20; les points représentatifs des mêmes heures sont joints deux à deux par un segment. Notons que, dans l'intervalle relativement réduit des deux variables, les isopycnes peuvent être assimilées à des droites.

Changement d'axes: les nouvelles ordonnées indiquent les densités, les nouvelles abcisses les temps. Les axes des températures et des salinités demeurent perpendiculaires entre eux,

Fig. 20. Diagrammes T–S (20 févr. 1964). Variations nycthémérales de la température et de la salinité à deux profondeurs. En haut: les deux séries de mesures (à noter que la constance des deux caractéristiques entre 9 et 21 h au niveau 7 m n'a pas été retrouvée aux autres périodes de l'année). En bas: on a joint par des segments les prélèvements simultanés aux deux profondeurs. Les nombres indiquent les heures des prélèvements


32.5
33.0
33.5
S
34.0
28.5
29.5
T
30.5
214
210
198
202
206
7 m
1 m
24
3
15
12
9
6
21
18


24
3
9
6
21
12
15
18

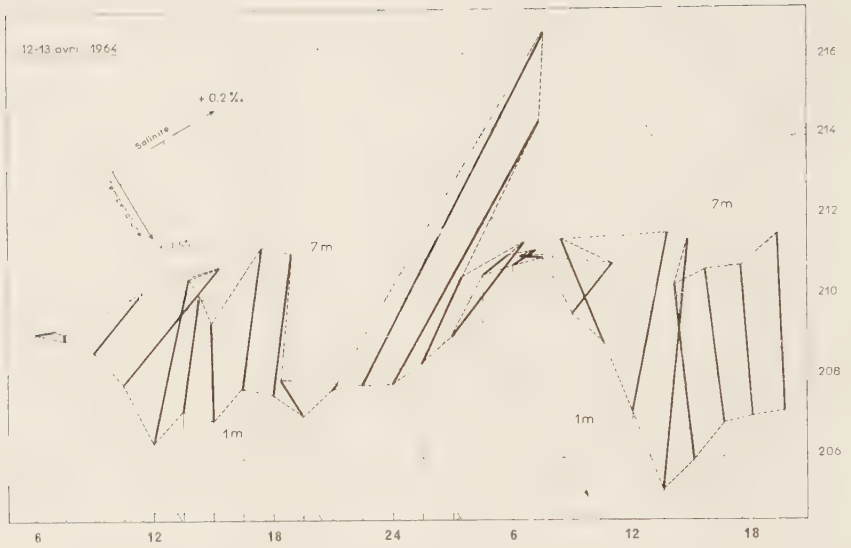


Fig. 21. Variations nycthémérales de la température et de la salinité les 12 et 13 avril 1964 aux deux niveaux 1 et 7 m. Pour la construction, voir p. 48

mais deviennent obliques par rapport aux nouvelles coordonnées. Les segments du diagramme précédent sont alors reportés sur celui-ci; on prend comme origine pour chacun d'eux, par convention, le point „1m", et l'on espace les segments dans l'ordre chronologique par rapport à l'axe des temps; on respecte bien entendu pour chaque segment sa position et sa direction par rapport aux isopycnes.

Sur un tel diagramme, les valeurs des températures et salinités ne sont plus que relatives, mais permettent de comparer les deux extrémités „1 m" et „7 m" d'un même segment. Au total, cinq dimensions sont représentées: densité, temps, température, salinité et profondeur. De plus l'homogénéité des deux couches d'eau est optiquement mise en évidence par la longueur et la direction des segments; enfin l'inclinaison de ces segments sur les axes des températures ou sur ceux des salinités ajoute une nouvelle information.[1])

En conclusion de ce paragraphe: l'homogénéité des eaux aux deux niveaux ("surface": 1 m; "profondeur": 7 m) présente un maximum à l'aube, et parfois un maximum secondaire au crépuscule; la stratification est importante au milieu de la journée et, surtout, au milieu de la nuit.

c) Oxygène dissous

Gérard (1964) et Angot & Gérard (1967) ont précédemment montré que les teneurs en oxygène dissous (concentrations brutes et pourcentages de saturation) sont, dans la baie étudiée, plus fortes le soir que le matin. La seconde publication décrit en outre les variations horaires tout au long du mois d'avril 1965 ainsi que les moyennes horaires pour ce mois.

J'ajoute à ces données la preuve de l'influence de la marée: les pourcentages de saturation observés aux différentes heures de la journée, à marée haute et à marée basse, pendant douze mois, permettent de tracer les deux courbes de la

[1]) Note sur épreuves: Je remarque, mais trop tard, que le graphique aurait gagné à être inversé verticalement: „1 m" au dessus de „7 m", et densités croissant vers le bas . . .

figure 22; on remarque que les différences dues à la marée, bien qu'évidentes, n'ont qu'une importance secondaire par rapport à l'amplitude des variations diurnes; celle-ci est par ailleurs bien supérieure aux écarts observés dans le cours du cycle annuel (cf. p. 16).

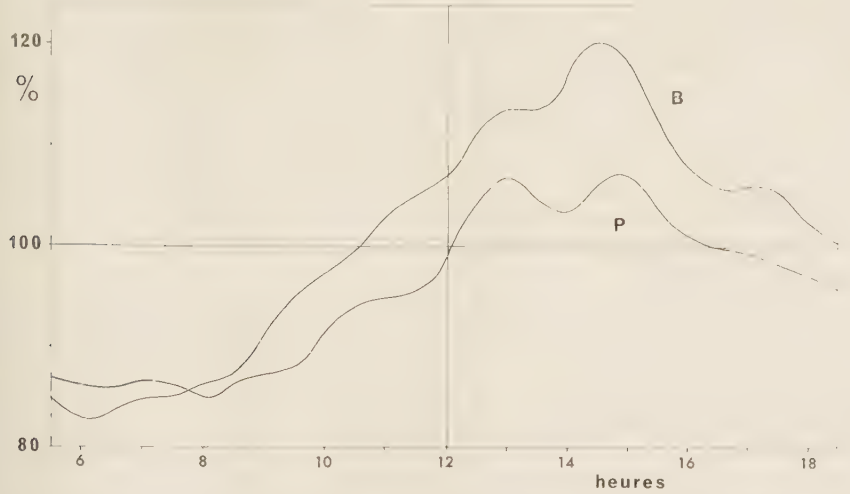


Fig. 22. Variations diurnes du pourcentage de saturation en oxygène dissous (station J, eau de surface). B: basse mer, P: pleine mer. Chaque courbe représente la régression continue de 298 mesures, de juillet 1963 à juin 1964 (mesures quotidiennes, sauf jour fériés)

D'autre part, les mesures obtenues lors des séries II à VII sont reportées sur la figure 24, et seront discutées p. 55.

d) Courantométrie sommaire

Les mesures effectuées en période de vive-eau (série VII: PM = 4,35 m; BM = 0,39) et au voisinage de la morte-eau (VI: PM = 3,52; BM = 1,31) permettent, malgré quelques défauts de fonctionnement de l'appareil, de conclure aux points suivants:

Un courant portant à l'ouest — quelquefois au N ou au NO — est observé aux heures voisines de la marée haute. Son intensité est directement proportionnelle à la hauteur de la pleine mer, ce qui apparaît de deux manières: 1) vitesse différente pour les deux phases „semi-diurnes" (celles-ci légèrement inégales, comme on l'a vu p. 6), 2) vitesse différente en morte-eau (de 0,2 à 0,5 noeuds) et en vive-eau (jusqu'à 0,9 noeuds).

Outre ce courant de marée, on note un mouvement constant, de l'ordre de 0,1 noeud, mais dont la direction n'a pu être précisée.

e) Transparence des eaux

Le disque de Secchi est visible jusqu'au fond (9 m) ou au voisinage du fond jusqu'aux environs de 13 heures; après quoi la limite de visibilité remonte généralement jusque vers 7 m. Ce phénomène ne semble pas lié au rythme de la marée, et, d'autre part, ne peut pas être simplement assimilé à la variation diurne de l'éclairement solaire.

4. Biomasse phytoplanctonique

Au sujet des variations de la composition taxinomique du phytoplancton et de celles des pigments photosynthétiques, mes résultats sont très limités. La méthodologie suivie s'avère en effet défaillante sur trois points:

— l'étendue des mesures (24 ou 30 heures, en une occasion 38 h) semble insuffisante; plusieurs journées consécutives auraient dû être suivies à chaque période de l'année.

— le rythme des mesures (3 h) est trop lâche. Remarquons qu'un rythme nycthéméral de trois heures, appliqué au cycle annuel, correspondrait à des intervalles de six semaines; inversement, le rythme hebdomadaire utilisé au cours du cycle annuel conduirait, pour le cycle nycthéméral, à des intervalles de 30 minutes . . . Je pense donc qu'un rythme horaire serait plus approprié.

— la précision des mesures, et surtout les incertitudes d'échantillonnage, jouent certainement un rôle capital, que je n'ai pas évalué. Notons que, dans l'étude des variations nycthémérales, on aborde en quelque sorte le problème de la „microdistribution dans le temps", et que celui-ci implique la connaissance de la microdistribution dans l'espace.

a) Nannoplancton

Malgré les incertitudes d'identification et de comptage, ce groupe a montré un caractère constant à travers les sept séries de mesures: le nombre de cellules passe environ du simple au double entre 6 et 9 heures. Ce phénomène est indépendant du cycle de la marée, puisque les fluctuations observées sur les séries II et III sont parallèles; il semble plutôt lié aux conditions lumineuses: on note en ce sens que, dans le cas de la série V, le nombre de cellules a crû régulièrement jusqu'à 15 heures, mais que ce jour là la nébulosité était, exceptionnellement, très élevée (de 6/8 à 8/8) jusqu'à 14 heures. Par ailleurs, cet accroissement affecte essentiellement la couche supérieure (1 m) sans qu'un phénomène inverse soit observé à 7 m; aussi s'agit-il d'une multiplication cellulaire (ou d'une diminution du taux de „sinking" ou de „grazing") plutôt que d'une migration verticale. On peut rapprocher ce fait du rythme observé par Sweeney & Hastings (1958) sur *Gonyaulax polyedra* en culture.

Cette multiplication matinale constitue le seul évènement „important" du cycle nycthéméral: le reste de la journée ainsi que la nuit présentent des fluctuations irrégulières dont je ne puis rien généraliser.

b) Microplancton

A la différence du groupe précédent, la composition du microplancton varie considérablement selon la période de l'année (cf. p. 25); ainsi chacune des séries d'observations nycthémérales présente-t-elle un cas particulier qui ne peut guère être comparé aux autres:

— séries II et III (29 mai et 3 juin 63): Diatomées assez diversifiées mais rares (de 150 à 1400 cellules/l). Péridiniens (genre unique: *Ceratium*) très rares (moins de 100 cellules/l). *Trichodesmium* rare (de 50 à 750 filaments/l).

— série IV (1er sept.): Diatomées très rares (moins de 300). Péridiniens comme précédemment. *Trichodesmium* très rare (moins de 100). Il s'agit donc ici d'une phase à microplancton „désertique".

— série V (10 nov.): Diatomées abondantes (de 6000 à 40000), *Chaetoceros* dominant. Péridiniens absents. *Trichodesmium* très rare.

— série VI (10 févr. 64): Diatomées assez abondantes (de 500 à 6000), *Chaetoceros* dominant. Péridiniens (*Ceratium*) très rares. *Trichodesmium* rare.

— série VII (12—13 avril): Diatomées abondantes (de 20000 à 50000), *Rhizosolenia alata* dominant. Péridiniens assez diversifiés mais rares. *Trichodesmium* relativement abondant (de 500 à 2000).

— série VIII (2 juin 64): Microplancton „désertique", comme en IV.

Le rôle de la marée a pu être mis en évidence lors des séries II et III: les fluctuations sont manifestement opposées dans les deux cas, traduisant un maximum du nombre de Diatomées et de Cyanophycées aux heures de basse-mer. Mais ce schéma n'est qu'hypothétique car les mesures suivantes (IV à VII) ne l'ont ni vérifié ni démenti.

Une certaine périodicité est parfois observée, au cours d'une même série, dans l'abondance des espèces (cf. Silva, 1960) mais sur ce point les différentes séries sont contradictoires. Pour l'ensemble du microplancton, je ne puis déceler d'heure d'abondance ou de déclin, ni de discrimination entre le jour et la nuit (contra Wood, 1963b, 1964, et Wood & Corcoran, 1966).

c) Pigments photosynthétiques

Seule l'étude de la chlorophylle *a* conduit à des résultats généralisables, à savoir: pour une période de 24 heures, les concentrations maximales sont observées pendant le jour, les concentrations minimales pendant la nuit.

Au cours de la phase diurne, l'évolution des pigments dépend manifestement des conditions lumineuses: l'accroissement est interrompu au milieu de la journée dans le cas d'un éclairement intense (série III) alors qu'il est régulier jusqu'au soir lors d'un éclairement réduit (V).

Les fluctuations nycthémérales présentent en outre des accidents (variations „en dents de scie": série VI) visiblement dues à une insuffisance méthodologique, ainsi que des „anomalies" telles que maxima secondaires nocturnes (IV et VII).

Ces résultats confirment ceux de Angot & Gérard (1967); la courbe moyenne donnée par ces auteurs pour une période de 30 jours possède en effet un maximum vers 10 h et un minimum nocturne (loc. cit., fig. 4), mais, dans le détail des courbes nycthémérales, ce schéma est loin d'être constant (ibid., pl. 8).

Quant aux rapports inter-pigmentaires, s'ils présentent, indépendamment de l'heure du prélèvement, des relations mutuelles semblables à celles qui ont été examinées plus haut (p. 32) dans l'étude du cycle annuel, par contre leurs variations nycthémérales sont indistinctes: ce point est en contradiction avec Ryther, Yentsch et al. (1958) et Yentsch & Scagel (1958), qui observent une relation entre intensité lumineuse et rapport „chlorophylle *a*/caroténoides" (toutefois les données de ces auteurs s'appliquent à des eaux extrêmement productives).

5. Production primaire

a) Mesures par le carbone 14

Deux remarques préliminaires:

1) Au sujet de l'assimilation de carbone à l'obscurité: la précision de mes mesures ne permet pas de reconnaître de variations entre les diverses heures de la journée (séries II à VII), pas plus qu'entre le jour et la nuit (séries II—III).

2) Au sujet de la durée des incubations: la comparaison des périodes d'exposition de 3 et de 6 heures montre que la production mesurée pendant une période de 6 heures n'est pas significativement différente de la somme des productions mesurées pendant les deux périodes de 3 heures correspondantes. Ceci montre non seulement que les durées de 3 et 6 heures ont la même signification méthodologique, mais aussi que le rôle d'un éventuel transport des populations in situ est nul dans les intervalles de temps mis en jeu.

Dans ces conditions, on n'examinera ci-dessous que les données relatives à la fixation de carbone dans les bouteilles claires, mesurée in situ à raison de quatre incubations de trois heures pour chaque journée solaire.

Ces résultats sont reportés sur la figure 24 sous forme de diagrammes. D'après ces mêmes données, les rapports des productions à 1 et 7 m, pour les séries IV à VII, ont été calculés et sont représentés sur la figure 23 en regard des conditions lumineuses (rappelons que celles-ci n'ont été mesurées que de façon relative, sans permettre de comparaison entre les diverses séries).

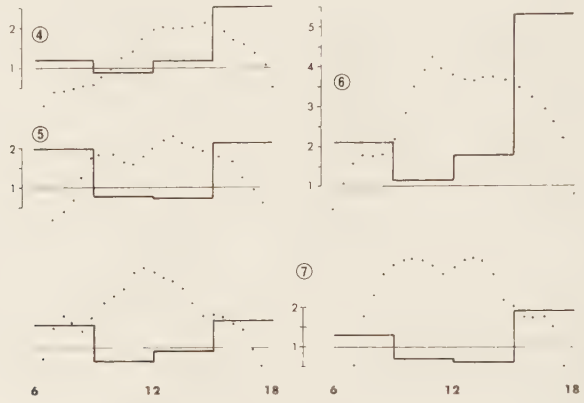


Fig. 23. Assimilation nette de carbone mesurée in situ pendant le jour, à 1 m et à 7 m: rapport (1)/(7). Pour chaque journée solaire, quatre périodes d'exposition consécutives, de trois heures chacune. Les courbes reproduisent les variations diurnes de l'éclairement, mesuré en unités arbitraires toutes les 30 minutes environ

Une dissymétrie apparaît entre les deux moitiés de la journée: les productions sont en général plus élevées l'après-midi que le matin (fig. 24): la cause peut en être attribuée aux conditions d'éclairement, qui présentent une inégalité de même sens (fig. 23).

De façon générale, la production primaire est plus élevée à 1 m qu'à 7 m aux heures d'éclairement réduit (de 6 à 9 h et de 15 à 18 h), et ce rapport est inverse au milieu du jour (de 9 à 15 h). On peut donc parler d'inhibition lumineuse en surface, sans pouvoir assurer toutefois que l'excès de lumière est la cause *directe* de la diminution de l'activité photosynthétique. Rappelons que les mesures hebdomadaires qui constituent le cycle annuel étudié précédemment étaient effectuées au milieu de la matinée, et se déroulaient donc dans des conditions probablement „sub-optimales".

Les différents contours des diagrammes de la production diurne peuvent tous être étroitement rapprochés des courbes de luminosité correspondantes (fig. 23).

b) Variations du taux d'oxygène in situ

Les variations du taux d'oxygène dissous (exprimé en pourcentages de saturation) sont reportées sur la figure 24. Les concentrations sont minimales le matin vers 6 heures et maximales le soir vers 18 h; le maximum diurne se traduit par une légère sursaturation au niveau 1 m, mais la saturation est exceptionnellement atteinte à 7 m (une importante sursaturation en fin de journée était de règle au niveau 0 m: cf. fig. 22). D'autre part, la phase diurne présente deux types distincts: l'accroissement est continu (II à VI), ou interrompu par des minima secondaires (VII).

Facteurs physiques:: Le calcul de la productivité à partir des variations du taux d'oxygène in situ suppose l'évaluation des échanges latéraux et verticaux (Miyake, 1948; Sugiura, 1953, 1956; Odum, 1956; Kohn & Helfrich, 1957; Odum & Hoskin, 1958), évaluation possible dans des milieux bien définis, plus aisée en conditions artificielles, et le plus souvent incertaine en mer. Dans le cas présent cette question est trop complexe pour être traitée par quelques formules théoriques:

— on ne peut nullement admettre a priori que le taux de diffusion verticale est constant dans l'intervalle de 24 heures. Au contraire, l'étude des conditions hydrologiques (p. 48) a mis en évidence les variations nycthémérales de la stratification des eaux.

— l'intensité des échanges avec l'atmosphère varie certainement dans le cours de 24 heures, ne serait-ce que par suite de l'alternance des vents solaires (p. 7).

— les transports latéraux varient en direction et en intensité, en relation avec les courants de marée (cf. p. 51).

Dans ces conditions, une seule correction physique peut être appliquée avec efficacité: l'évaluation du taux de saturation en fonction de la température et de la salinité ambiantes.

Facteurs biologiques: La signification biologique de ces variations in situ est elle-même très complexe puisque celles-ci mettent en jeu l'ensemble des communautés végétales et animales, planctoniques ou non, du domaine étudié, et que le métabolisme nycthéméral de ces diverses communautés est très mal connu (un des problèmes essentiels est celui des variations nycthémérales des échanges respiratoires).

Aussi, dans le but d'une comparaison avec les mesures effectuées pendant le jour par la méthode du ^{14}C, on peut ne considérer qu'un aspect de la question, et voir dans l'accroissement diurne apparent du taux d'oxygène dissous une valeur approchée de la production nette pendant le jour.

Calcul de l'accroissement diurne apparent: La seule correction ici appliquée est relative au taux de saturation théorique. L'accroissement diurne ainsi mesuré est „apparent" puisqu'il ne tient pas compte des échanges physiques latéraux et verticaux; mais cette valeur, corrigée en fonction des température et salinité ambiantes, me semble plus représentative que la simple différence des concentrations absolues utilisée par exemple par Ryther, Yentsch et al. (1958).

Soit d O_2 = accroissement diurne apparent in situ,

m = minimum diurne (ml/l): mesuré le matin à l'heure où le pourcentage de saturation est minimum, c'est à dire vers 6 heures (exceptionnellement: 9 h),

m' = concentration théorique à saturation (ml/l), calculée d'après les température et salinité du prélèvement ci-dessus,

M et M' = mêmes caractéristiques pour le maximum diurne mesuré le soir, à l'heure où le pourcentage de saturation est maximum, c'est à dire vers 18 heures (exceptionnellement: 15 h),

d O_2 = accroissement mesuré — accroissement des taux de saturation,

$$= (M - m) - (M' - m') = (M - M') - (m - m') .$$

Dans le cas d'une courbe diurne discontinue (fig. 24: série VII), je procède de façon identique, en considérant les accroissements successifs: d O_2 = somme des accroissements mesurés — somme des accroissements calculés.

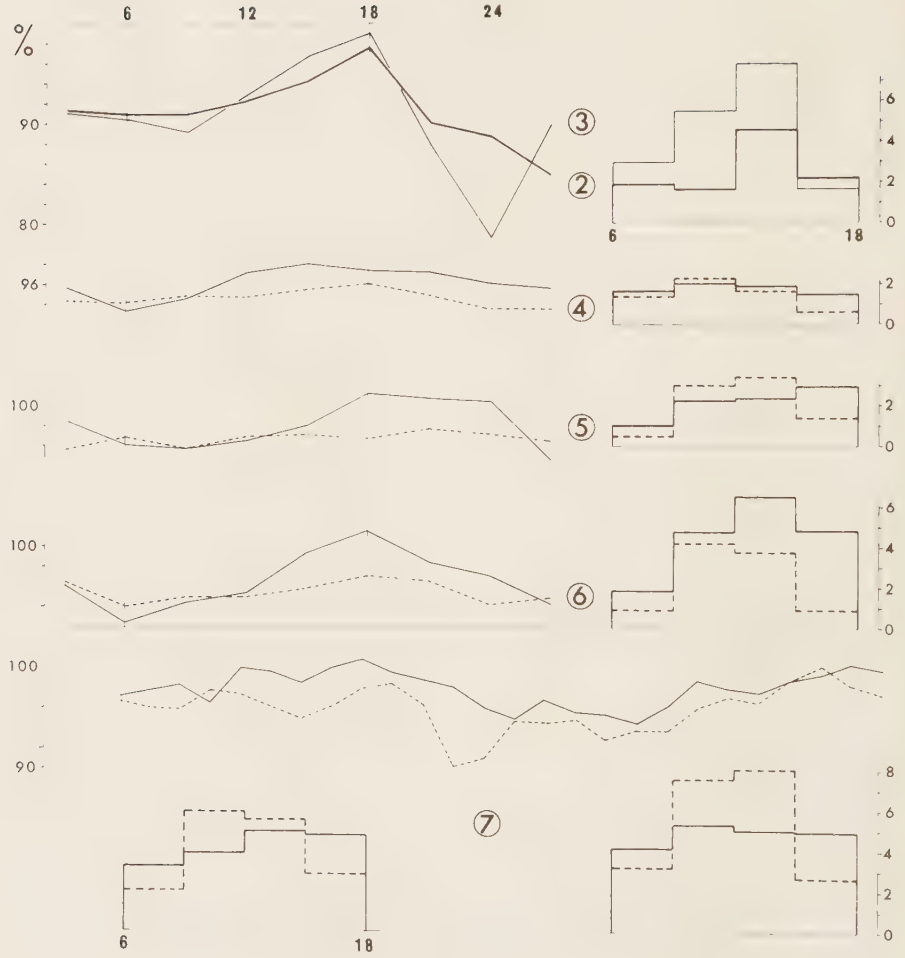


Fig. 24. Consommation de carbone et production d'oxygène. A gauche: variations nycthémérales in situ du pourcentage de saturation en oxygène dissous, pendant 24 heures (séries II à VI) ou 38 heures (série VII). A droite, et en bas: assimilation diurne de carbone (mg C/m³/h). Trait continu pour le niveau 1 m, tireté pour le niveau 7 m

c) Comparaison des deux méthodes

La figure 24 suggère que l'amplitude des variations nycthémérales du taux d'oxygène pourrait être proportionnelle aux productions mesurées par la méthode du carbone 14. Il existe effectivement une corrélation entre d O_2 et l'assimilation de carbone pendant une même journée (fig. 25): de plus les phénomènes sont différents aux deux niveaux étudiés:

— pour les 7 paires de données relatives au niveau 1 m, on peut établir l'équation: $^{14}C = 0{,}149\ d\ O_2 - 7{,}36$, avec $r = 0{,}80$ (probabilité: 0,02).

Unités: ^{14}C = total de l'assimilation nette mesurée au cours des 4 périodes d'incubation de 3 heures, en mg carbone/m³/12 heures, et d O_2 = ml oxygène/m³/12 heures.

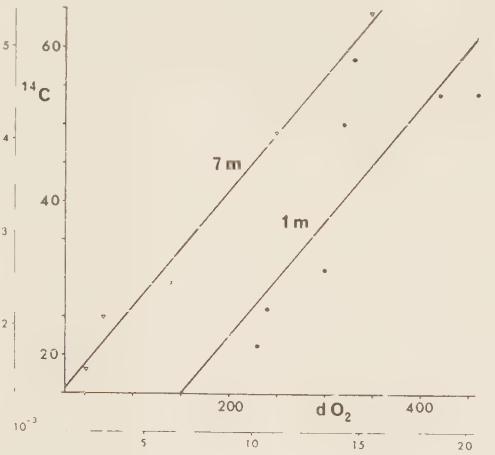


Fig. 25. Consommation de carbone et production d'oxygène. d O_2: accroissement diurne apparent du taux d'oxygène dissous in situ. ^{14}C: fixation nette de carbone pendant les journées solaires correspondantes.
Echelles intérieures: mg carbone et ml oxygène/m³/12 heures. Echelles extérieures: molécules-grammes $\times 10^{-3}$

Les valeurs moyennes sont de 42,02 mg carbone et 331,40 ml oxygène, soit respectivement $3{,}50 \times 10^{-3}$ atomes-grammes et $14{,}79 \times 10^{-3}$ mol.-grammes; d'où le quotient photosynthétique apparent de 4,22.

— au niveau 7 m, où l'amplitude des variations en oxygène est généralement plus faible (fig. 24), les 5 paires de données conduisent à l'équation:

$$^{14}C = 0{,}150 \text{ d } O_2 + 11{,}25, \text{ avec } r = 0{,}99 \text{ (probabilité: 0,001)} .$$

La moyenne des mesures donne pour quotient photosynthétique: 2,49.

Ces résultats seront comparés plus loin (p. 62) à ceux des mesures hebdomadaires.

6. Rapport production/chlorophylle

La relation entre fixation de carbone et chlorophylle *a* présente deux aspects distincts:

Moyennes diurnes:

Entre les moyennes des concentrations diurnes en pigment et les moyennes de la production diurne existe une corrélation très hautement significative (fig. 26) d'équation:

$$^{14}C = 5{,}60\ C_a + 0{,}72, \text{ avec } r = 0{,}839 \text{ (probabilité: 0,001)} .$$

Unités: ^{14}C = production primaire diurne in situ (moyenne de 12 heures), en mg carbone/m³/h. C_a = chlorophylle *a* (moyenne des 5 mesures diurnes) en mg/m³.

On obtient par extrapolation la valeur de 6,32 mg carbone/m³/h pour 1 mg de chlor. *a*; la moyenne des mesures donne par ailleurs le chiffre de 7,14. Ces résultats diffèrent peu de ceux obtenus au cours du cycle annuel (p. 38). Deux remarques:

— comme dans le cas du cycle annuel, le rapport production/chlorophylle apparaît indépendant de la composition taxinomique du plancton; celle-ci est en effet rappelée sur la figure 26: les initiales R et C indiquent la prédominance du microplancton (R pour *Rhizosolenia*, série VII, C pour *Chaetoceros*, série V) tandis que les points dépourvus de lettre reportent les cas de dominance plus ou moins complète du nannoplancton.

— une discrimination entre les niveaux 1 et 7 m est peu probable.

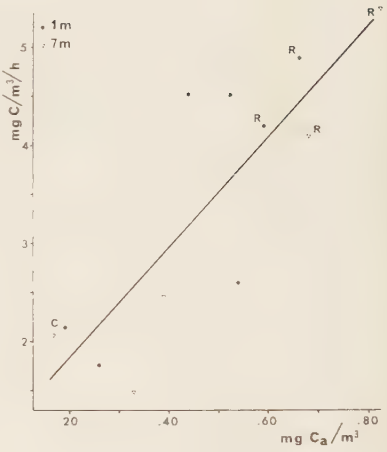


Fig. 26. Corrélation entre production et pigment. ^{14}C: production moyenne in situ pendant les 12 heures de jour (mg carbone/m^3/h), C_a: moyenne des 5 mesures diurnes de la chlorophylle *a* (mg/m^3). R: *Rhizosolenia alata* dominant. C: *Chaetoceros* dominant

Variations diurnes:

Cette corrélation disparaît totalement lorsque l'on compare d'une part les productions mesurées pendant chaque période d'incubation, d'autre part les teneurs en chlorophylle *a* au début de chaque période. Le rapport „production pigment" varie en effet considérablement selon l'heure de la journée; dans ces fluctuations, le rôle des deux facteurs est inégal: l'amplitude des variations diurnes est bien plus forte dans le cas de la productivité que dans celui de la chlorophylle, si bien que le rapport des deux variables suit pratiquement le taux de fixation du carbone.

Bien que les mesures des concentrations en pigment soient probablement moins précises que celles de la production, on doit conclure que le rôle de l'énergie lumineuse affecte bien davantage l'intensité photosynthétique que les teneurs en chlorophylle.

7. Comparaison des stations L et A

Les variations nycthémérales reportées précédemment ont été observées à l'extrémité de la jetée du Centre océanographique (station J) ou au voisinage de cette station („Ambariaka"); il convient donc de comparer, comme dans le cas du cycle annuel, deux points opposés de la baie: les stations L et A (voir p. 10 et fig. 1). J'ai dans ce but effectué une série de mesures simultanées aux deux stations (série VIII), dont les résultats sont les suivants:

Température et salinité: Les deux diagrammes T–S (fig. 27, à gauche) diffèrent l'un de l'autre par l'amplitude des variations, celle-ci étant considérablement plus élevée en A (au fond de la baie) qu'en L (ouverture de la baie). La comparaison des prélèvements effectués aux mêmes heures (même fig., à droite) montre que les différences de densité entre les deux stations suivent un cycle nycthéméral, avec maximum au milieu de l'après-midi et minimum nocturne.

Composition taxinomique: Trois échantillons ayant été perdus, je n'ose tracer de courbes nycthémérales . . . Cependant le microplancton, quoique „désertique" (de 50 à 600 cell./l) est, dans tous les échantillons examinés, plus abondant en L qu'en A; inversement, le nombre de cellules nannoplanctoniques (de 40000 à 110000 cell./l) est en moyenne deux fois plus élevé en A qu'en L.

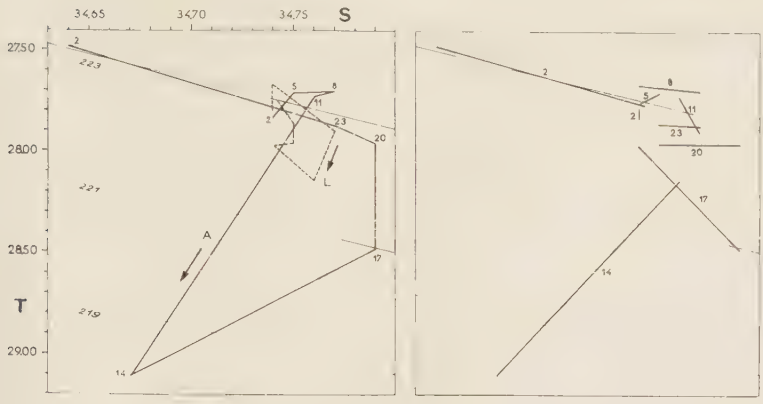


Fig. 27. Diagrammes T–S (2 juin 1964). Variations nycthémérales des températures et salinités aux deux stations L (ouverture de la baie) et A (au fond de la baie). A gauche: les deux séries de mesures. A droite: on a réuni par des segments les prélèvements simultanés aux deux stations. Les nombres indiquent les heures des prélèvements

Pigments chlorophylliens: Pour la chlorophylle *a*, le maximum nycthéméral survient dans les deux cas à 18 heures (fig. 28); les deux courbes diffèrent par la présence d'une dépression à 12 h en A. Les teneurs moyennes en chlorophylle *a* pour la période de 24 heures sont respectivement: 0,52 mg/m³ en A et 0,30 en L.

Production primaire: Les deux diagrammes de la fixation diurne de carbone évoluent parallèlement (fig. 28), donc manifestent une même réponse aux variations des conditions d'éclairement (rappelons que les incubations avaient lieu in situ au milieu de la baie pour les deux séries de prélèvements). Les productivités sont tout au long du jour plus élevées à la station A, les moyennes diurnes étant respectivement de 4,97 mg carbone/m³/h en A, et 2,58 en L.

L'écart diurne des pourcentages de saturation en oxygène dissous (fig. 28) indique également une plus forte activité photosynthétique à la station A.

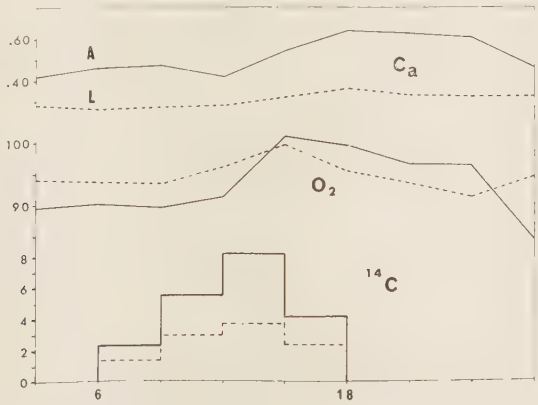


Fig. 28. Variations nycthémérales aux stations L et A. C_a: chlorophylle *a* (mg/m³). O_2: pourcentage de saturation en oxygène dissous. ^{14}C: production in situ (mg carbone/m³/h). Niveau des prélèvements dans les deux cas: 1 m

Ces divers résultats ne portent que sur une série de mesures nycthémérales: plusieurs séries identiques auraient été nécessaires pour tester d'éventuelles différences dans les rapports productivité/biomasse, ainsi que le rôle possible de la marée.

IV. Quelques remarques et conclusions

1. Caractéristiques du cycle annuel

Avant de conclure sur les aspects caractéristiques du cycle annuel dans la baie étudiée, notons que les points de comparaison sont très rares dans l'océan indien. Pratiquement, les seules observations disponibles sont celles de Subrahmanyan (1958—1960) et Subrahmanyan & Sarma (1960), mais leur intérêt est considérable puisqu'elles reposent sur six années consécutives et comportent une étude détaillée des facteurs physico-chimiques (toutefois ces deux auteurs n'ont pas effectué de mesures de la production primaire). Les divers travaux d'Angot et de Gérard, auxquels j'ai fait de fréquentes allusions, demeurent, du point de vue annuel, fragmentaires. Le schéma d'un cycle annuel du phytoplancton au large du Kénya donné par Newell (1959) repose en fait essentiellement sur des observations hydrologiques. Signalons enfin diverses données planctologiques ou hydrologiques aux confins de l'océan indien: Dakin & Colefax (1935), Wickstead (1961) et Wood (1964, V).

A la différence des conditions reportées par Subrahmanyan (loc. cit.), mais en accord avec de nombreuses observations dans le monde (réf. p. 39), la biomasse est ici essentiellement nannoplanctonique. Bien qu'évaluée approximativement, l'abondance du nannoplancton paraît considérablement plus constante tout au long de l'année que celle du microplancton, comme l'ont montré en d'autres régions Riley, 1957 (mer des Sargasses, lat. 35° N), Smayda, 1957 et Yentsch & Ryther, 1959 (côte Est des U.S.A., lat. 41° 30′ N) et Hasle & Smayda, 1960 (Oslo, lat. 60° N). Par ailleurs le microplancton, souvent „subdésertique", subit d'importantes variations quantitatives que l'on peut appeler saisonnières puisqu'elles se répartissent principalement en deux groupes estival et hivernal; dans ces deux cas, les facteurs météorologiques (vents et pluies) semblent déterminants, sous la forme d'apport ou de renouvellement des éléments nutritifs (cf. Marshall, 1933; Subrahmanyan, 1959b—c). Outre ces variations quantitatives, le microplancton présente une alternance saisonnière plus nette encore sur le plan qualitatif; cependant, sous ces deux aspects, l'évolution du microplancton n'a été suivie que pendant 16 mois: la généralisation nécessiterait une étude sur plusieurs années consécutives[1]).

L'alternance saisonnière est seulement grossière au niveau des pigments chlorophylliens, et moins claire encore pour ce qui est de la fixation de carbone in situ. Dans les deux cas le cycle annuel se définit ainsi: les valeurs annuelles minimales sont observées entre septembre et janvier, et les valeurs maximales surviennent dans le cours du reste de l'année; les variations sont considérablement plus accidentées pendant cette seconde période. Le déterminisme de cette alternance

[1]) Au sujet de la reproductibilité des cycles annuels successifs, l'expérience acquise par Allen sur les côtes de Californie fait conclure à cet auteur:" . . . our records show no two years alike (. . .). With nearly twenty years of daily observations behind me, I find it amusing when I see an account of the work of some student of nature who has learned the normal routine of life in a larger or smaller space on sea or land by an intensive study conducted through a few weeks or months or even years (. . .)". (Allen, 1940, p. 580).

n'est pas évident, puisque: 1) celle-ci ne peut être expliquée par les variations de la composition du microplancton (il faut peut-être penser alors à un défaut d'évaluation des variations du nannoplancton), 2) la période „hivernale" définie ci-dessus (septembre–janvier) débute en fait à la fin de la saison fraîche, et serait donc en retard de trois mois environ sur l'hiver hydrologique.

Dans ces conditions, la présente étude révèle deux défauts — et suggère deux améliorations:

— l'évaluation précise, quantitative et qualitative, du nannoplancton revêt un intérêt capital.

— dans un milieu tropical littoral tel que celui examiné ici, l'homogénéité relative des températures annuelles s'oppose au caractère brutal et irrégulier des deux facteurs climatiques essentiels: vents et pluies. Pour ces deux raisons, et aussi du fait de l'influence multi-périodique de la marée, les phénomènes biologiques doivent être suivis „de très près" dans le temps. Un rythme de mesures hebdomadaire — tel qu'ici employé — est très probablement insuffisant pour rendre compte des détails dans l'enchaînement et l'interaction des causes et des effets. D'où l'intérêt de mesures journalières, telles qu'effectuées par Krishnamurthy (1962), Angot & Gérard (1967) pendant des périodes d'un mois, et qui devraient être répétées aux diverses saisons (ou mieux tout au long de l'année ...).

2. Amplitudes comparées des variations saisonnières et nycthémérales

Le tableau VII permet de comparer, pour les principaux facteurs étudiés, les amplitudes respectives des variations saisonnières et nycthémérales, telles que définies dans le cours de ce travail.

Cette récapitulation fait conclure à l'importance des variations nycthémérales, trop souvent négligée dans les recherches océanographiques.

Tableau VII. — Amplitudes comparées des variations saisonnières et nycthémérales pour les principaux facteurs étudiés. A noter que les deux séries ne sont pas équivalentes: un cycle annuel d'une part, moyennes pour sept cycles nycthéméraux d'autre part

Variations	saisonnières	nycthémérales
Température	26—31°	amplitude: 1 à 1,5°
Salinité	32—35,5‰	amplitude: 0 à 5‰
Oxygène (% saturation)	95—102% („accidentelles")	85—110% („systématiques")
Microplancton (cell./l)	ε—200000	du simple au double
Nannoplancton (cell./l)	50000—130000 (?)	45000—110000 (?)
Chlorophylle *a* (mg/m³)	0,20—0,95	du simple au double
D 430/665 mμ	2—6	3—7
Production nette (mg C/m³/h)	1—7	1—5
Production/chlor. *a* (mg C/h/mg C_a)	3—13	4—12

3. Assimilation de carbone et production d'oxygène

Rappelons les résultats des deux séries de mesures en parallèle, les unes hebdomadaires (cf. p. 36), les autres nycthémérales (p. 57), tout en précisant que les

deux séries ne sont pas équivalentes puisque les mesures ne sont pas en nombre égal et qu'elles ne couvrent pas les mêmes périodes de l'année (dans le premier cas: 27 mesures à la profondeur 1 m, entre décembre 1963 et juin 1964: dans le second cas: 7 mesures aux deux profondeurs 1 et 7 m, à différentes saisons).

— L'exposition en parallèle de deux bouteilles claires in situ au milieu de la matinée, l'une des bouteilles étant destinée à la mesure de l'assimilation de carbone, l'autre à la mesure du dégagement d'oxygène, conduit à une corrélation positive (p. 36 et fig. 15) selon l'équation:

$$^{14}C = 0{,}078\ O_2 + 2{,}35 \qquad (1)$$

Unités: mg carbone et ml oxygène/m³/h).

Les valeurs moyennes, exprimées en molécules-grammes, donnent un quotient photosynthétique apparent $Q = 2{,}76$.

— Une corrélation positive est également observée entre l'accroissement diurne apparent du taux d'oxygène in situ et l'assimilation diurne de carbone en bouteilles claires exposées in situ (p. 57 et fig. 25). L'équation diffère aux deux niveaux étudiés:

$$\text{A 1 m: } ^{14}C = 0{,}149\ d\,O_2 - 7{,}36 \quad \text{avec} \quad Q = 4{,}22 \qquad (2)$$

$$\text{A 7 m: } ^{14}C = 0{,}150\ d\,O_2 + 11{,}25 \quad \text{avec} \quad Q = 2{,}49 \qquad (3)$$

(Unités: mg carbone et ml oxygène /m³/12 h).

A propos de l'équation (1)

Cette équation remet en jeu le problème de la validité comparée des deux méthodes de l'oxygène et du ^{14}C. Il faut ici faire état de la correction de 31% proposée par Steemann Nielsen (1965) pour les résultats fournis par la seconde méthode; le quotient apparent, calculé d'après les expériences parallèles en bouteilles claires, passe alors de 2,76 à 2,11. Reste encore à expliquer cette différence du simple au double entre les deux évaluations.

A ce sujet, rappelons que le quotient photosynthétique, dans les conditions naturelles de développement du phytoplancton marin, n'est pas égal mais sensiblement supérieur à l'unité: Ryther (1956b) et McAllister et al. (1964) proposent la valeur moyenne de 1,25. Au reste, le rapport ici observé vérifie l'opinion courante: du fait qu'une fraction plus ou moins importante du carbone dégagé par la respiration est „recyclé" par la photosynthèse, préférentiellement au carbone extérieur, la méthode du ^{14}C fournit une évaluation intermédiaire entre la production nette et la production brute, souvent plus proche de la première (Ryther, 1955, 1956b—c; Strickland, 1960. Voir aussi Mc Allister, 1961 et Steemann Nielsen, 1964). Il faut par ailleurs envisager une excrétion de ^{14}C à l'état dissous (réf. in Strickland, 1965 p. 524), ainsi que, d'autre part, la possibilité d'assimilation de carbone non marqué (McAllister et al. 1961).

Comparaison des équations (2) et (1)

L'interprétation de l'équation (2) est plus complexe. L'assimilation du carbone a été mesurée de la même manière qu'en (1), mais l'accroissement d'oxygène a été obtenu in situ: il résulte donc non seulement du métabolisme du plancton, mais encore de celui des autres communautés animales et végétales, et dépend en outre, dans un rapport qui n'a pu être évalué, des échanges physiques latéraux et verticaux.

Le quotient photosynthétique apparent correspondant à l'équation (2) est de 4,22 contre 2,76 dans le cas précédent. Les quantités de carbone pouvant

tre supposées équivalentes, il reste que l'accroissement d'oxygène est 1,5 fois lus élevé in situ que dans les bouteilles claires. On peut envisager trois princiales explications de ce phénomène: 1) défaut d'évaluation des conditions phyiques de la distribution du gaz in situ, 2) réduction de l'activité photosynthéique, ou augmentation de l'intensité respiratoire, dans les communautés (essentiellement: phytoplancton et bactéries) enfermées dans les bouteilles, 3) rôle s communautés non planctoniques, principalement de la flore benthique (mais e facteur semble jouer en sens inverse: voir plus bas).

Les points de comparaison sont rares dans la bilbiographie. Gran (1927) note ue les productions mesurées dans les bouteilles sont 4 fois supérieures aux esures in situ, mais les techniques utilisées par cet auteur sont contestables et, moins, diffèrent des miennes sur de nombreux points. Plus récemment, dum & Hoskin (1958) montrent que la méthode in situ („diurnal curve ethod"[1]) donne en général des valeurs plus élevées que la méthode des bouteilles, particulièrement dans le cas de zones littorales à importante végétation enthique; voir dans le même sens Ohle, 1958 (eaux douces).

omparaison des équations (2) et (3)

Le quotient moyen est nettement plus faible à 7 m (2,49) qu' à 1 m (4,22). es méthodes étant les mêmes dans les deux cas, ce fait peut être dû principalement:

— à des différences entre les conditions physiques de la distribution de l'oxygène aux deux niveaux,

— à l'utilisation d'oxygène par le zooplancton (plus abondant en profondeur pendant le jour), ou par les communautés benthiques.

4. Rapport production/chlorophylle

Les évaluations du rapport „production/chlorophylle *a*" sont très nombreuses dans la bibliographie, et la question est d'une telle ampleur que j'hésite à l'aborder ici. . .

Odum et al. (1958) donnent une longue énumération de travaux relatifs aux milieux aquatiques et terrestres les plus divers (il s'agit là du rapport „mg oxygène/h/mg chlorophylle *a*"). Pour le phytoplancton marin dans les conditions optimales d'éclairement, Ryther & Yentsch (1957) et Strickland (1960) acceptent les valeurs moyennes respectives de 3,7 et 4 mg carbone/h/mg chlor. *a*, basées presque exclusivement sur l'emploi de la méthode de l'oxygène. On trouvera dans Curl & Small (1965) quelques références récentes relatives à la méthode du ^{14}C, auxquelles il faut ajouter plusieurs travaux cités ci-dessous.

Entre ces diverses données, toute comparaison est délicate, car elle implique que les résultats ont été obtenus dans des conditions expérimentales identiques, ce qui est en fait exceptionnel: éclairement in situ ou artificiel, populations naturelles ou cultures pures, milieu enrichi ou non, etc.; plus particulièrement, on ne peut a priori accepter comme équivalents les résultats des deux méthodes de l'oxygène et du carbone 14, puisque les phénomènes étudiés ne sont pas exactement les mêmes dans les deux cas. Enfin, lorsque deux travaux se réfèrent à la même méthode, on doit encore s'assurer que les détails de l'expérimentation sont semblables: ces „détails" sont de particulière importance dans le cas de la méthode du ^{14}C (cf. Steemann Nielsen, 1965).

Dans ces conditions, on ne peut s'étonner que, dans l'état actuel des connaissances, „there is no constant value for carbon assimilation per unit chlorophyll *a* at optimal light intensity for all the oceans during all seasons" (Curl & Small, ibid., p. 71) . . . Le contraire serait plus étonnant.

[1]) Il s'agit en fait (cf. p. 3) d'une „mycthemeral curve method".

Rappelons que divers facteurs écologiques, outre l'énergie lumineuse, sont susceptibles d'affecter ce rapport: teneur en sels nutritifs (McAllister et al., 1964; Curl & Small, ibid.), latitude (Steemann Nielsen & Hansen, 1959), caractère „pélagique" ou „littoral" (Ichimura & Saijo, 1959), température (Williams & Murdoch, 1966).

J'ai exposé précédemment les variations hebdomadaires (p. 37) et diurnes (p. 57) du rapport en question. Quelques conclusions peuvent en être tirées ici:

Les mesures hebdomadaires effectuées à heure fixe (p. 37 et fig. 17) ainsi que les moyennes diurnes obtenues lors des séries de mesures nycthémérales (p. 57 et fig. 28) ont révélé une corrélation positive entre production primaire et chlorophylle *a*. Les rapports à l'unité sont très voisins dans les deux cas, et les droites de régression sont du même type que celles données par Shimada (1958), Anderson (1964), Anderson & Banse (1965) et Angot & Gérard (1967).

De plus, le rapport $^{14}C/C_a$ ne présente pas ici de variations saisonnières, et semble indépendant de la composition taxinomique du phytoplancton: ce point confirme les expériences en culture de Ryther (1956b), mais contredit les résultats de Saijo & Takesue (1965), puisque ces deux auteurs, procédant à des filtrations différentielles, ont montré que le rapport étudié est inversement proportionnel à la taille des organismes.

Les mesures hebdomadaires semblent indiquer que le rapport $^{14}C/C_a$ est plus étroitement soumis aux variations de la productivité qu'à celles du pigment; il en est probablement de même dans le cas du cycle annuel décrit par Curl & Small (ibid.). Ce phénomène est beaucoup plus net pour les variations diurnes: le rapport $^{14}C/C_a$ suit pratiquement, aux différentes heures du jour, les variations de la production primaire; une semblable conclusion est à tirer du cycle nycthéméral observé par McAllister (1963); par ailleurs, comme le montrent Hastings et al. (1961), le cycle de la capacité photosynthétique chez *Gonyaulax polyedra* en culture artificielle n'est pas accompagné de variations significatives des teneurs en pigments. Voir aussi le rythme nycthéméral du rapport $^{14}C/C_a$ récemment décrit par Sournia (1967b).

Dans le même sens, citons deux travaux basés non plus sur la méthode du radiocarbone, mais sur celle de l'oxygène: les variations saisonnières du rapport „photosynthèse brute/chlorophylle *a*" étudiées par Williams & Murdoch (1966) sont parallèles à celles du premier terme et inverses de celles du second, et la corrélation entre productivité et pigment est négative. D'autre part, les variations diurnes décrites par Occhipinti et al. (1961) semblent elles aussi parallèles aux fluctuations de la productivité.

Finalement, il est probable que, dans de nombreux cas, les variations du rapport „production/chlorophylle" reportées dans la bibliographie reflètent simplement celles de la production; en d'autres termes, que les variations de l'activité photosynthétique sont, dans une large mesure, indépendantes de celles des teneurs en pigment.

5. *Variations locales; rôle de la marée*

Les deux stations opposées dans la baie, A (au fond de la baie, à proximité de la mangrove) et L (à l'ouverture de la baie, sur fond de coraux) peuvent être respectivement qualifiées, l'une par rapport à l'autre, de „littorale" et d'„océanique". Les résultats des quelques mesures nycthémérales aux deux stations (p. 59) confirment ceux des mesures hebdomadaires (p. 41).

La station „littorale" est la plus productive, la plus riche en nannoplancton, la plus pauvre en microplancton, et possède, d'après les moyennes annuelles du tableau V, le rapport „production/pigment" le plus élevé. En cette station, l'amplitude des diverses variations hydrologiques et planctologiques, tant hebdomadaires que nycthémérales, est plus forte qu'à la station „océanique".

Une discrimination identique peut être établie entre les eaux de marée basse et celles de marée haute, les premières étant plus „littorales", les secondes plus „océaniques". Le rôle de la marée est évident à la station A et incertain à la station L; par ailleurs, il se manifeste à la station J (en quelque sorte intermédiaire entre les deux autres) par le fait que les pourcentages de saturation en oxygène dissous sont plus élevés à basse mer.

Mentionnons ici quelques travaux relatifs à l'influence de la marée: dans une zone de mangrove, Teixeira & Kutner (1963) observent que le nombre de cellules (principalement nannoplanctoniques) est inversement fonction de la salinité et de la hauteur de la marée; toutefois, une erreur systématique liée au cycle nycthéméral peut être invoquée, puisque ces deux auteurs ont réparti ainsi leurs prélèvements: 5 à basse mer . . . vers 8 heures, et 5 à pleine mer . . . vers 14 h. Par ailleurs, la production primaire a été reconnue plus élevée à marée basse qu'à marée haute par Vatova, 1961 (méthode du carbone 14) et par Williams & Murdoch, 1962 (méthode de l'oxygène).

V. Résumé

1. L'écart saisonnier des températures étant peu important à la latitude envisagée (lat. 13° sud), les facteurs écologiques dominants du cycle annuel sont les vents et les pluies, qui divisent l'année en deux saisons: été austral, pluvieux (mousson N.E.) et hiver austral, sec (mousson S.O.); du point de vue hydrologique on distingue deux saisons, l'une estivale (décembre à mai) à faibles salinités, l'autre hivernale (juin à novembre) à salinités plus élevées.

2. Les variations saisonnières du taux d'oxygène dissous sont de nature essentiellement physique, et non biologique.

3. Le nannoplancton constitue tout au long de l'année l'essentiel de la biomasse; malheureusement, ce groupe n'a pu être ici étudié que de façon très sommaire.

4. Le microplancton par contre, souvent „sub-désertique", montre d'importantes variations saisonnières, tant qualitatives que quantitatives. Son inventaire compte 236 taxons, dont 163 Diatomées, 72 Péridiniens, et la Cyanophycée *Oscillatoria* (= *Trichodesmium*); on peut en extraire une liste de 18 Diatomées qui constituent, avec *Oscillatoria*, les espèces „dominantes", c'est à dire responsables des poussées quantitatives.

5. Les teneurs en pigments et les valeurs de la production sont élevées et subissent des variations hebdomadaires très accidentées; les variations saisonnières de ces deux facteurs sont confuses.

6. Les mesures parallèles de l'assimilation de carbone et de la production d'oxygène in situ en bouteilles claires conduisent à une corrélation positive.

7. Le rapport production/biomasse, sous la forme „assimilation de carbone in situ/chlorophylle *a*" ne montre pas de variations saisonnières; ses variations hebdomadaires suivent davantage celles du premier terme que celles du second, et ses variations diurnes (c. à d. à différentes heures de la journée) suivent étroitement celles de la production primaire; enfin, ce rapport semble indépendant de la composition taxinomique du phytoplancton.

8. La compréhension synthétique des diverses relations entre production et biomasse nécessiterait une évaluation précise du nannoplancton, dont le rôle est essentiel.

9. Au fond de la baie (eaux „littorales") le microplancton est plus rare, le nannoplancton plus abondant, la production primaire et la concentration en pigments sont plus élevées qu'à l'ouverture de la baie (eaux relativement „océaniques").

10. Une discrimination identique à la précédente peut être établie en fonction de la hauteur de la marée: les eaux de basse-mer sont plus „littorales", les eaux de pleine-mer relativement plus „océaniques".

11. Une brève mise à jour de la question des variations nycthémérales est présentée.

12. Les diagrammes T–S obtenus aux deux profondeurs 1 et 7 m mettent en évidence une variation nycthémérale dans la stratification des eaux.

13. L'accroissement diurne du taux d'oxygène in situ donne lieu à une évaluation de la production nette pendant le jour. Les valeurs ainsi obtenues montrent une corrélation positive avec le taux de fixation diurne du carbone 14 dans les bouteilles claires. On en tire un quotient photosynthétique apparent qui est deux fois supérieur environ à celui obtenu en (6).

14. Quelques données sommaires sur les variations nycthémérales du phytoplancton sont exposées: pour la chlorophylle *a*, on observe en général un maximum diurne et un minimum nocturne; les valeurs diurnes varient selon les conditions lumineuses. Le nannoplancton se multiplie activement vers 9 heures dans les eaux superficielles. La production primaire est sous la dépendance étroite de l'éclairement, une „inhibition" en surface étant de règle dans le milieu de la journée.

15. La comparaison, pour les principaux facteurs étudiés, des amplitudes respectives des variations saisonnières et nycthémérales montre que, dans l'ensemble, les deux rythmes sont d'importance égale.

Summary

1. As seasonal variations of temperature are reduced at the latitude here considered (lat. 13° S.), the main ecological factors in the annual cycle are winds and rain, both dividing year into two seasons: a rainy austral summer (NE monsoon) and a dry austral winter (SW monsoon). From the hydrological point of view, two seasons are distinguished: winter (December to May) with low salinities, summer (June to November) with higher salinities.

2. Background for seasonal variations in oxygen content is physical rather than biological.

3. Nannoplankton makes up the main constituent of biomass throughout the year; unfortunately the author could only obtain a rough estimate of this group.

4. On the other hand, microplankton concentrations are often very low. Quantitative and qualitative variations of this group along the year are evident. 163 Diatoms and 72 Dinoflagellates have been recorded. 18 Diatoms and the Cyanophyta *Oscillatoria* (= *Trichodesmium*) are listed as "dominant" species, i.e. responsible for mass developments.

5. Pigment concentration and primary production are high; they both show sharp weekly fluctuations, but seasonal variations are rather obscure.

6. A positive correlation is observed between carbon assimilation and oxygen production from parallel in situ measurements in light bottles.

7. Production/biomass ratio, expressed as "in situ carbon assimilation/chlorophyll *a*" is not season dependent; its weekly variations rather follow production than pigment values; its diurnal variations (i.e.: at various times during daylight) are strictly submitted to production variations. This ratio seems independent of species composition.

8. A comprehensive study of the various production/biomass relations would require an exact estimate of nannoplankton, the significance of which is essential.

9. At the inshore end of the bay ("littoral" waters), microplankton is less abundant, nannoplankton is more abundant, and production and pigments values are higher than at the mouth of the bay (more "oceanic" waters).

10. A similar distinction can be based upon tidal rhythm, low tide waters being more "littoral", and high tide waters relatively more "oceanic".

11. A short review of nycthemeral (diel) studies is presented.

12. T–S diagrams from 1 and 7 m depths indicate a nycthemeral cycle in water stratification.

13. Diurnal increase of in situ oxygen content is used to an estimation of net primary production during daylight. A positive correlation is observed between these values and the assimilation rates of 14-carbon in light bottles. Thus an apparent photosynthetic quotient is obtained which is twofold higher than the number measured in (6).

14. A few data on nycthemeral variations of phytoplankton are given: Chlorophyll *a* shows generally a diurnal maximum and a nocturnal minimum, and diurnal variations are dependent upon light intensity. Multiplication of nannoplankton cells occurs in surface waters at about 0900. Primary production is strictly controlled by light intensity, surface "inhibition" being frequent in the middle of the day.

15. Amplitudes of seasonal and nycthemeral variations are compared under their various aspects: it appears that both rhythms have a similar importance.

VI. Bibliographie

Anonyme, 1952: Monthly meteorological charts of the indian ocean. Meteorol. Off., London, No 519.

Anonyme, 1965: Final cruise report, "Anton Bruun" cruises 7, 8, 9. Vol. 1—2. Int. Indian Ocean Exped., Woods Hole Oceanogr. Inst.

Anonyme, 1966: Determination of photosynthetic pigments (Report of Scor — Unesco working group 17, 4 to 6 June, 1964, UNESCO, Paris. — Monogr. Oceanogr. Methodology. Unesco **1**: 9—18.

Alexander, J. E., & Corcoran, E. F., 1963: Distribution of chlorophyll in the straits of Florida. Limnol. Oceanogr. **8**: 294—297.

Allen, W. E., 1923: Some tide-water collections of marine Diatoms taken at half-hour intervals near San Diego, California. Univ. Calif. Publ. Zool. **22**: 413—416.

— 1927: Effect of tidal changes on physical, chemical, and biological conditions in the sea water of the San Diego region. II. Halfhourly collections of marine microplankton taken at the Scripps Institution pier in 1923. Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Tech. Ser. **1**: 15—17.

— 1940: Summary of results of twenty years of researches on marine phytoplankton. Proc. Pac. Sci. Congr. **6**: 1939 (3): 577—583.

Anderson, G. C., 1964: The seasonal and geographic distribution of primary productivity off the Washington and Oregon coasts. Limnol. Oceanogr. **9**: 284—302.

— 1965: Fractionation of phytoplankton communities off the Washington and Oregon coasts. Ibid. **10**: 477—480.

— & Banse, K., 1965: Chlorophylls in marine phytoplankton: Correlation with carbon uptake. Deep Sea Res. **12**: 531—533.

Angot, M., 1961: Analyse quantitative du cycle diurne de la production primaire dans le Pacifique subtropical près de la Nouvelle Calédonie. Bull. Inst. Océanogr. Monaco **58** (1200): 1—34.

— 1964a: Production primaire de la région de Nosy-Bé. Août à novembre 1963 Cah. Orstom Océanogr. **2** (4): 27—53.

— 1964b: Phytoplancton et production primaire de la région de Nosy-Bé. Décembre 1963 à mars 1964. Ibid. **2** (4): 99—125.

— 1965a: Cycle annuel de l'hydrologie dans la région proche de Nosy-Bé (mars 1963 à mars 1964). Ibid. **3** (1): 55—66.

— 1965b: Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro près de Nosy-Bé. Ibid. **3** (4): 5—18.

— & Gérard, R., 1967: Hydrologie et phytoplancton de l'eau de surface en avril 1965 à Nosy-Bé. Ibid. **4** (1) 1966: 95—136.

— & Ménaché, M., 1963: Premières données hydrologiques sur la région voisine de Nosy-Bé. Ibid. **3** (Trav. Centre Océanogr. Pêches Nosy-Bé): 7—15.

Atkins, W. R. G., 1922: Hydrogen-ion concentration of sea water in its biological relation. J. Mar. Biol. Ass. U.K. **12**: 717—784.

– 1945: Autotrophic Flagellates as the major constituent of the oceanic phytoplankton. Nature, Lond. **156** (3963): 446–447.

Bainbridge, V., 1960: The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. Colon. Off. Fish. Publs. **13**: 1–48.

Ballantine, D., 1953: Comparison of the different methods of estimating nannoplankton. J. Mar. Biol. Ass. U.K. **32**: 129–147.

– 1961: *Gymnodinium Chukwanii* n. sp. and other marine Dinoflagellates collected in the vicinity of Zanzibar. J. Protozool. **8**: 217–228.

Battistini, R., 1960: Description géomorphologique de Nosy-Bé, du delta du Sambirano et de la baie d'Ampasindava. Mém. Inst. scient. Madagascar, Sér. F, 1959 (3): 121–343, pl. 1–21.

Braarud, T., 1958: Counting methods for determination of the standing crop of phytoplankton. Rapp. P. v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer **144**: 17–19.

& Bursa, A., 1939: The phytoplankton of the Oslo fjord, 1933–1934. Hvalråd. Skr. **19**: 1–63.

& Klem, A., 1931: Hydrological and chemical investigations in the coastal waters off Møre and in the Romsdals Fjord. Ibid. **1**: 1–88.

Brouardel, J., & Rinck, E., 1963: Mesure de la productivité organique en Méditerranée, dans les parages de Monaco, à l'aide du ^{14}C. Ann. Inst. océanogr. Monaco, N. S. **40**: 109–164.

Cole, H. A., 1952: Plankton terminology. Science, N.Y. **116** (3026): 713.

Collier, A., & Murphy, A., 1962: Very small Diatoms: Preliminary notes and description of *Chaetoceros galvestonensis*. Ibid. **136** (3518): 780–782.

Conover, S. M., 1956: Oceanography of Long Island Sound, 1952–1954. IV. Phytoplankton. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. **15**: 62–112.

Cooper, L. H. N., 1933: Chemical constituents of biological importance in the English Channel, November, 1930, to January, 1932. Part II. Hydrogen ion concentration, excess base, carbon dioxyde and oxygen. J. Mar. Biol. Ass. U.K. **18**: 729–753.

Creitz, G. I., & Richards, F. A., 1955: The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. III. A note on the use of „Millipore" membrane filters in the estimation of plankton pigments. J. Mar. Res. **14**: 211–216.

Crosnier, A., 1965: Les crevettes Pénaeides du plateau continental malgache. Cah. ORSTOM Océanogr., Suppl. **3** (3): 1–158.

Curl, H. Jr., & Small, L. F., 1965: Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural, marine phytoplankton communities. Limnol. Oceanogr. **10** (Suppl.): 67–73.

Currie, R. I., 1958: Some observations on organic production in the north-east Atlantic. Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer **144**: 96–102.

Dakin, W. J. & Colefax, A. N., 1935: Observations on the seasonal changes in temperature, salinity, phosphates and nitrate nitrogen and oxygen of the ocean waters on the continental shelf of New South Wales and the relationship to plankton production. Proc. Linn. Soc. N.S.W., **60** (5–6), n° 261–262: 303–314, pl. 11.

Doty, M. S., 1959: Phytoplankton photosynthetic periodicity as a function of latitude. J. Mar. Biol. Ass. India **1**: 66–68.

– & Oguri, M., 1957: Evidence for a photosynthetic daily periodicity. Limnol. Oceanogr. **2**: 37–40.

Soeriaatmadja, R. E., & Soegiarto, A., 1963: Observations on the primary marine productivity of northwestern Indonesian waters. Mar. Res. Indonesia **5**: 1–25.

Dussart, B., 1966: Limnologie. L'étude des eaux continentales. Gauthiers-Villars, Paris. 677 pp.

Duursma, E. K., 1963: The production of dissolved organic matter in the sea, as related to the primary gross production of organic matter. Netherl. J. Sea Res. **2**: 85–94.

Fedosov, M. V., 1958: Investigations of the chemical basis of productivity in sea basins. Rapp. Cons. perm. int. Explor. Mer **144**: 61–64.

Fisher, R. A., & Yates, F., 1953: Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 4th Ed. Oliver & Boyd, Edinburgh. 126 pp.

Gaarder, T., & Gran, H. H., 1927: Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer **42**: 1—48.

Gérard, R., 1964: Étude de l'eau de mer de surface dans une baie de Nosy-Bé. Cah. Ors Tom Océanogr. **2** (2): 5—26.

Gilson, H. C., 1937: The nitrogen cycle. Sci. Rep. John Murray Exped. 1933—1934, **2** (2): 21—81.

Goering, J. J., Dugdale, R. C., & Menzel, D. W., 1964: Cyclic diurnal variations in the uptake of ammonia and nitrate by photosynthetic organisms in the Sargasso sea. Limnol. Oceanogr. **9**: 448—451.

Grall, J. R., & Jacques, G., 1964: Étude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff, I. Cah. Biol. mar. **5**: 423—455.

Gran, H. H., 1927: The production of plankton in the coastal waters off Bergen, March to April, 1922. Rep. Norw. Fishery Mar. Invest. **3** (8): 1—74.

— 1929: Investigation of the production of plankton outside the Romsdalsfjord 1926 to 1927. — Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer **56**: 1—112.

— & Braarud, T., 1935: A quantitative study of the phytoplankton in the bay of Fundy and the gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). J. Biol. Bd. Canada **1**: 279—467.

Green, E. J. & Carrit, D. E., 1967: New tables for oxygen saturation of sea water. J. Mar. Res. **25**: 140—147.

Guilcher, A., 1956: Étude géomorphologique des récifs coralliens du nord-ouest de Madagascar. Ann. Inst. océanogr. Monaco, N.S. **33**: 65—136, pl. 1—8.

Halim, Y., 1960: Étude quantitative et qualitative du cycle écologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefranche-sur-mer. — Ibid. **38**: 123—232, pl. 1—5.

Hardy, A. C., 1935: Phytoplankton. In Hardy & Gunther: The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters. Discovery Rep. **11**: 39—87.

Harvey, H. W., 1950: On the production of organic matter in the sea off Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. U.K. **29**: 97—137.

— 1960: The chemistry and fertility of sea water. Cambridge Univ. Press.

Hasle, G. R., 1950: Phototactic vertical migrations in marine Dinoflagellates. Oikos **2**: 162—175.

— 1964: More on phototactic diurnal migration in marine Dinoflagellates. Nytt Mag. Bot. **2**: 139—147.

— & Smayda, T. J., 1960: The annual phytoplankton cycle at Drøbak, Oslofjord. Ibid. **8**: 53—75.

Hastings, J. W., Astrachan, L., & Sweeney, B. M., 1961: A persistent daily rhythm in photosynthesis. J. gen. Physiol. **45**: 69—76.

Heiden, H., & Kolbe, R. W., 1928: Die marinen Diatomeen der deutschen Südpolar-Expedition, 1901—1903. Deutsche Südpol.-Exped. **8** (5): 447—714, pl. 31—43.

Hendey, N. I., 1937: The plankton Diatoms of the southern seas. Discovery Rep. **16**: 151—364, pl. 6—13.

Herrera, J., & Margalef, R., 1966: Estimacion de la actividad total anadida y de la autoabsorcion en las determinaciones de produccion del fitoplancton con 14-C. Investigacion Pesq. **30**: 37—44.

Holmes, R. W., 1958: Surface chlorophyll "A", surface primary production, and zooplankton volumes in the eastern Pacific ocean. Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer **144**: 109—116.

— & Anderson, G. C., 1963: Size fractionation of ^{14}C-labeled natural phytoplankton communities. In: Oppenheimer: Symposium on Marine Microbiology, Springfield: 241—250.

*— & Haxo, F. T., 1958: Diurnal variations in the photosynthesis of natural phytoplankton populations in artificial light. U.S. Fish Wildl., Spec. Sc. Rep. Fish. **279**: 73—76.

— & Widrig, T. M., 1956: The enumeration and collection of marine phytoplankton. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **22**: 21—32.

Hulburt, E. M., & Rodman, J., 1963: Distribution of phytoplankton species with respect to salinity between the coast of southern New England and Bermuda. Limnol. Oceanogr. **7**: 263—269.

— Ryther, J. H., & Guillard, R. R. L., 1960: The phytoplankton of the Sargasso sea off Bermuda. J. Cons. perm. int. Explor. Mer. **25**: 115—128.

Humphrey, G. F., 1960: The concentration of plankton pigments in Australian waters. Div. Fisheries Oceanogr., C.S.I.R.O., Tech. Pap. **9**: 1—27.

Ichimura, S. E., 1960: Diurnal fluctuation of chlorophyll content in lake waters. Bot. Mag., Tokyo. **73** (864): 217—224.

— & Saijo, Y., 1959: Chlorophyll content and primary productivity of the Kuroshio off the southern midcoast of Japan. Ibid. **72** (851): 193—202.

Jacobsen, J. P., 1912: The amount of oxygen in the water of the Mediterranean. — Rep. Dan. oceanogr. Exped. Mediterr. 1908—1910. **1**: 207—236, pl. 12—17.

Jager, B. v. D. de, 1957: Variations in the phytoplankton of the St. Helena bay area during 1954. Commonw. Ind. Invest. Rep. **25**: 1—78.

Jones, J. A., 1963: Ecological studies of the southeastern Florida patch reefs. I. Diurnal and seasonal changes in the environment. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. **13**: 282—307.

Kalle, K., 1939: Einige Verbesserungen zur Bestimmung des gelösten Sauerstoffs im Meerwasser. Ann. Hydrogr. Berlin **67**: 267—269, pl. 28—29.

Karsten, G., 1907: Das indische Phytoplankton nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition. 1898—1899. Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exped. „Valdivia". **11**. **2** (3): 221—548, pl. 35—54 (= 1—20).

Kinsey, D. W., & B. E., 1967: Diurnal changes in oxygen content of the water over the coral reef platform at Heron I. Austr. J. Mar., Freshw. Res. **18**: 23—34.

Knight-Jones, E. W., & Walne, P. R., 1951: *Chromulina pusilla* Butcher, a dominant member of the ultraplankton. Nature, London **167** (4246): 445—446.

Kohn, A. J., & Helfrich, P., 1957: Primary organic productivity of a Hawaiian coral reef. Limnol. Oceanogr. **2**: 241—252.

Krishnamurthy, K., 1962: Daily variations in marine plankton from Porto Novo, S. India. J. zool. Soc. India **13**: 180—187.

Legendre, R., 1909: Recherches physico-chimiques sur l'eau de la côte à Concarneau. Bull. Inst. océanogr. Monaco **144**: 1—29.

Lohmann, H., 1908: Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, N.F. **10**: 129—370. — pl.

Lorenzen, C. J., 1963: [illegible] of natural phytoplankton populations. Limnol. Oceanogr. **8**: 56—62.

Lovegrove, T., 1960: [illegible] microscope. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **25**: 279—284.

Lund, J. W. G., Kipling, C., & Le Cren, E. D., 1958: The inverted microscope method of [illegible] Hydrobiologia **11**: 143—170.

Marshall, S., & Pujazon, J., [illegible] productivité primaire des eaux côtières de la région de Tuléar. Ann. Univ. Madagascar, Sér. Sci. nat. Math. **4**: 17—34.

Margalef, R., 1958: [illegible] In: Buzzati-Traverso: Perspectives in marine Biology. Univ. Calif. Press, Publ. Ucl. S. B., Ser. B. **27**: 323—349.

* Travail que je n'ai pu consulter.

— 1960: Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. Rapp. Proc. Verb. Réun. Comm. int. Explor. sci. Mer Méditerr. **15**: 277—281.

1961a: Hidrografia y fitoplancton de un area marina de la costa meridional de Puerto-Rico. Investigacion Pesq. **18**. 33—96.

— 1961b: Distribucion ecologica y geografica de las especies del fitoplancton marino. Ibid. **19**: 81—101.

1963: Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la succesion y distribucion del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. Ibid. **23**: 11—52.

— 1966: Analisis y valor indicador de las communidades de fitoplancton mediterraneo. Ibid. **30**: 429—482.

& Ballester, A., 1967: Fitoplancton y produccion primaria de la costa catalana, de junio de 1965 a junio de 1966. Ibid. **31**: 165—182.

Herrera, J., & Arias, E., 1959: Hidrografia y fitoplancton de las costas de Castellon, de julio de 1957 a junio de 1958. Ibid. **15**: 3—38.

Marshall, S. M., 1933: The production of microplancton in the Great Barrier Reef region. Sc. Rep. Great Barrier Reef Exped. **2** (5): 111—157.

& Orr, A. P., 1927: The relation of the plankton to some chemical and physical factors in the Clyde sea area. J. Mar. Biol. Ass. U.K. **14**: 837—868, pl. 1—10.

— — 1928: The photosynthesis of Diatom cultures in the sea. Ibid. **15**: 321—360.

McAllister, C. D., 1961: Observations on the variation of planktonic photosynthesis with light intensity, using both the O_2 and ^{14}C methods. Limnol. Oceanogr., **6**: 483—484.

— 1963: Measurements of diurnal variation in productivity at ocean station "P". Ibid., **8**: 289—292.

— Parsons, T. R., Stephens, K., & Strickland, J. D. H., 1961: Measurements of primary production in coastal sea water using a large-volume plastic sphere. Ibid. **6**: 237—258.

— — & Strickland, J. D. H., 1960: Primary productivity and fertility at station "P" in the north-eastern Pacific ocean. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **25**: 240—259.

Shah, N., & Strickland, J. D. H., 1964: Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity: a comparison of methods. J. Fish. Res. Bd. Canada, **21**: 159—181.

McClendon, J. F., 1918: On changes in the sea and their relation to organisms. Part I. Pap. Dep. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington **12**: 213—234.

McFarland, W. N., 1963: Seasonal plankton productivity in the surfzone of a south Texas beach. Publ. Inst. Mar. Sci. **9**: 77—90.

Ménaché, M., 1957: Étude préliminaire de l'eau de mer de surface dans la baie de Nossi-Bé. Mém. Inst. sc. Madagascar, Sér. F, **1**: 317—323.

— 1959: Étude hydrologique de l'estuaire de Fascène, à Nosy-Bé (Madagascar) durant la saison des pluies 1956. Ibid. **2** (1958): 201—284, pl. 32.

— 1961: Découverte d'un phénomène de remontée d'eaux profondes au sud du canal de Mozambique. Ibid. **4**: 167—173.

— 1963: Première campagne océanographique du „Commandant Robert Giraud" dans le canal de Mozambique, 11 octobre — 28 novembre 1957. Cah. océanogr. **15**: 224—235 et 260—285.

Menzel, D. W., & Ryther, J. H., 1961: Annual variations in primary production of the Sargasso sea off Bermuda. Deep Sea Res. **7**: 282—288.

Miller, S. M., Moore, H. B., & Kvammen, K. R., 1953: Plankton of the Florida current, I — General conditions. Bull. Mar. Sc. Gulf Caribb. **2**: 465—485.

Miyake, Y., 1948: The diurnal variations of dissolved oxygen in sea water consisting of different water masses. Geophys. Mag. Tokyo, **16**: 66—70.

Moberg, E. G., 1927: Effect of tidal changes on physical, chemical, and biological conditions in the sea water of the SanDiego region, I — Observations on the effect of tidal changes on physical and chemical conditions of sea water in the San Diego region. Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Tech. Ser. **1**: 1—14.

Morgans, J. F. C., 1964: A preliminary survey of bottom fishing in the north Kenya banks. Colon. Off. Fish. Publ. **21**: 1—91, pl. 1—8.

Mullin, M. M., 1965: Size fractionation of particulate organic carbon in the surface waters of the western Indian ocean. Limnol. Oceanogr. **10**: 459—462, et 610—611.

Newell, B. S., 1957: A preliminary survey of the hydrography of the British East African coastal waters. Colon. Off. Fish. Publ. **9**: 1—21.

— 1959: The hydrography of the British East African coastal waters. Part II. Ibid. **12**: 1—18.

Norris, R. E., 1966: Les dinoflagellés marins non cuirassés. Endeavour **25** (96): 124—128.

Occhipinti, A. G., Magliocca, A. & Teixeira, C., 1961: Diurnal variation of phytoplankton production and solar radiation in coastal waters off Cananeia. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo **11** (3): 17—39.

Odum, H. T., 1956: Primary production in flowing waters. Limnol. Oceanogr. **1**: 102—117.

— Cuzon du Rest, R. P., Beyers, R. J., & Allbaugh, C., 1963: Diurnal metabolism, total phosphorus, Ohle anomaly and zooplankton diversity of abnormal marine ecosystems of Texas. Publ. Inst. Mar. Sci. **9**: 404—453.

— & Hoskin, C. M., 1958: Comparative studies on the metabolism of marine waters. Ibid. **5**: 16—46.

— McConnel, W., & Abbott, W., 1958: The chlorophyll "A" of communities. Ibid. **5**: 65—96.

Ohle, W., 1958: Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer. **144**: 129—131.

Orr, A. P., 1933: Physical and chemical conditions in the sea in the neighbourhood of the Great Barrier Reef. Sc. Rep. Great Barrier Reef Exped. **2** (3): 37—86.

— & Moorhouse, F. W., 1933: a) Variations in some physical and chemical conditions on and near Low Isles reef. c) Physical and chemical conditions in mangrove swamps. Ibid. **2**(4): 87—98, 102—110.

Paasche, E., 1960: On the relationship between primary production and standing crop of phytoplankton. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **26** (1): 33—48.

Park, K., Hood, D. W., & Odum, H. T., 1958: Diurnal pH variation in Texas bays, and its application to primary production estimation. Publ. Inst. mar. Sci. **5**: 47—64.

Parke, M., 1949: Studies on marine Flagellates. J. mar. Biol. Ass. U.K. **28**: 255—286, pl. 1—2.

Parsons, T. R., & Strickland, J. D. H., 1963: Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. J. Mar. Res. **21**: 155—163.

Patten, B. C., Norcross, J. J., Young, D. K., & Rutherford, C. L., 1964: Some experimental characteristics of dark and light bottles. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **28** (3): 335—353.

Phifer, L. D., & Thompson, T. G., 1937: Seasonal variations in the San Juan channel during five year period, January 1931 to December 30, 1935. J. Mar. Res. **1**: 34—59.

Prasad, R. R., 1958: Plankton calendars of the inshore waters at Mandapam, with a note on the productivity of the area. Indian J. Fish. **5**: 170—188.

Pratt, D. M., & Berkson, H., 1959: Two sources of error in the oxygen light and dark bottle method. Limnol. Oceanogr. **4**: 328—334.

Pütter, A., 1924: Der Umfang der Kohlensäurereduktion durch die Planktonalgen. Pflügers Arch. ges. Physiol. **205**: 293—312.

Rangarajan, K., 1959: Diurnal tidal cycle in Vellar estuary. J. Zool. Soc. India, 1958. **10**: 54—67.

Raymont, J. E. G., 1963: Plankton and productivity in the oceans. Pergamon Press, 660 pp.

Redfield, A. C., 1948: The exchange of oxygen across the sea surface. J. Mar. Res. **7**: 347—361.

Richards, F. A., 1957: Oxygen in the ocean. Mem. Geol. Soc. America **67**: 185—238.
— 1965: Dissolved gases other than carbon dioxyde. In: Riley & Skirrow: Chemical Oceanography, Vol. 1, pp. 197—225. Acad. Press.
— & Corwin, N., 1956: Some oceanographic applications of recent determinations of the solubility of oxygen in sea water. Limnol. Oceanogr. **1**: 263—267, pl. 1.
— & Thompson, T. G., 1952: The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. II — A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. J. Mar. Res. **11**: 156—172.
Riley, G. A., 1938: Plankton studies, I — A preliminary investigation of the plankton of the Tortugas region. Ibid. **1**: 335—352.
— 1941a: Plankton studies, III — Long Island Sound. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. **7** (3): 1—93.
— 1941b: Plankton studies, IV — Georges Bank. Ibid. **7** (4): 1—73.
— 1952: Phytoplankton of Block Island Sound, 1949. Ibid. **13** (3): 40—64.
— 1956: Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954, IX — Production and utilization of organic matter. Ibid. **15**: 324—344.
1957: Phytoplankton of the north central Sargasso sea. Limnol. Oceanogr. **2**: 252—270.
— & Conover, S. A. M., 1956: Oceanography of Long Island Sound, III — Chemical oceanography. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. **15**: 47—61.
— Stommel, H., & Bumpus, D. F., 1949: Quantitative ecology of the plankton of the western north Atlantic. Ibid. **12** (3): 1—169.
Ryther, J. H., 1955: The ratio of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effect upon the measurement of productivity. Deep Sea Res. **2**: 134—139.
— 1956a: Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. Limnol. Oceanogr. **1**: 61—70.
— 1956b: The measurement of primary production. Ibid. **1**: 72—84.
— 1956c: Interrelation between photosynthesis and respiration in the marine Flagellate, *Dunaliella euchlora*. Nature, London, **178** (4538): 861—862.
— Hall, J. R., Pease, A. K., Bakun, A., & Jones, M. M., 1966: Primary organic production in the relation to the chemistry and hydrography of the western Indian ocean. Limnol. Oceanogr. **11**: 371—380.
— & Menzel, D. W., 1961: Primary production in the southwest Sargasso sea, January — February 1960. Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb. **11**: 381—388.
— Menzel, D. W., & Vaccaro, R. F., 1961: Diurnal variations in some chemical and biological properties of the Sargasso sea. Limnol. Oceanogr. **6**: 149—153.
— & Vaccaro, R. F., 1954: A comparison of the oxygen and C-14 methods of measuring marine photosynthesis. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **20**: 25—34.
— & Yentsch, C. S., 1957: The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. Limnol. Oceanogr. **2**: 281—286.
— — 1958: Primary production of continental shelf waters off New York. Ibid. **3**: 327—335.
— —, Hulburt, E. M., & Vaccaro, R. F., 1958: The dynamics of a Diatom bloom. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole **115**: 257—268.
Saijo, Y., 1964: Size distribution of photosynthesizing phytoplankton in the Indian ocean. J. Oceanogr. Soc. Jap. **19**: 19—21.
— & Takesue, K., 1965: Further studies on the size distribution of photosynthesizing phytoplankton in the Indian ocean. Ibid. **20**: 264—271.
Schott, G., 1935: Geographie des Indischen und Stillen Ozeans. Boysen, Hamburg, 413 S., 37 Taf.
Schramm, W., 1966: Kontinuierliche Messung der Assimilation und Atmung mariner Algen mittels der elektrochemischen Sauerstoffbestimmung. Helgoländer Wiss. Meeresunters. **13** (3): 275—287.
Seiwell, H. R., 1935: The annual organic production and nutrient phosphorus requirement in the tropical western Atlantic. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **10**: 20—32.

Shimada, B, M., 1958: Diurnal fluctuation in photosynthetic rate and chlorophyll "a" content of phytoplankton from eastern Pacific waters. Limnol. Oceanogr. **3**: 336—339.

Silva, E. S., 1956: Contribuiçao para o estudo do microplancton marinho de Moçambique. Estudos Ensaios Docum. Jta Invest. Ultramar **28**: 1—97, pl. 1—14. = Jta Invest. Ultramar, Miss. Biol. marit., Colect. **1** (8).

— 1960: O microplancton de superficie nos meses de Setembro e Outubro na estaçao de Inhaca (Moçambique). Trabhs Cent. Biol. pisc., Lisboa, **28**: 1—56, pl. 1—23, + tabl. = Mems Jta Invest. Ultramar, 2° Ser., 18.

Smayda, T. J., 1957 Phytoplankton studies in lower Narragansett bay. Limnol. Oceanogr. **2**: 342—359.

— 1958: Biogeographical studies of marine phytoplankton. Oikos **9**: 158—191.

— 1965: A quantitative analysis of the phytoplankton of the gulf of Panama, II — On the relationship between C 14 assimilation and the Diatom standing crop. Inter-Americ. Trop. Tuna Comm. Bull. **9** (7): 465—531. Summary in: Deep Sea Res. **13**: 575—577.

Soli, G., 1966: Bioluminescent cycle of photosynthetic Dinoflagellates. Limnol. Oceanogr. **11**: 355—363.

Sournia, A., 1965a: Phytoplancton et productivité primaire dans une baie de Nossi-Bé (Madagascar). C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, Gr. 11, **261** (11): 2245—2248.

— 1965b: Mesure de l'absorption de l'ultraviolet dans les eaux côtières de Nossi-Bé (Madagascar). Bull. Inst. océanogr. Monaco 1965 (1348): 1—12.

— 1966a: Premier inventaire du phytoplancton littoral de l'île Maurice. Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris, 2° Sér., 1965, **37**: 1046—1050.

— 1966b: Sur la variabilité infraspécifique du genre *Ceratium* (Péridinien planctonique) en milieu marin. C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, Sér. D, **263** (25): 1980—1983.

— 1967: Contribution à la connaissance des Péridiniens microplanctoniques du canal de Mozambique. Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris, 2° Sér. **39**: 417—438.

— 1967b: Rythme nycthéméral du rapport „intensité phostoynthétique / chlorophylle" dans le plancton marin. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, Sér. D **265** (14): 1000—1003.

— sous presse, a: Diatomées planctoniques du canal de Mozambique et de l'île Maurice.

— sous presse, b: Le genre *Ceratium* (Péridinien planctonique) dans le canal de Mozambique. Contribution à une révision mondiale. Vie Milieu A, **18**.

— sous presse, c: La Cyanophycée *Oscillatoria* (= *Trichodesmium*) dans le plancton marin: taxonomie, et observations dans le Canal de Mozambique. Nova Hedwigia **15**.

— sous presse, d: Quelques nouvelles données sur le phytoplancton marin et la production primaire à Tuléar (Madagascar). Hydrobiologia.

— & Frontier, S., sous presse: Terminologie des phénomènes liés au temps en Ecologie. Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris, 2° Sér. **39**.

Steele, J. H., & Baird, I. E., 1961: Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. Limnol. Oceanogr. **6**: 68—78.

Steemann Nielsen., E., 1933: Über quantitative Untersuchung von marinem Plankton mit Utermöhls umgekehrten Mikroskop. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **8**: 201—210.

— 1938: Über die Anwendung von Netzfängen bei quantitativen Phytoplanktonuntersuchungen. Ibid. **13**: 197—205.

— 1939: Die Ceratien des Indischen Ozeans und der ostasiatischen Gewässer, mit einer allgemeinen Zusammenfassung über die Verbreitung der Ceratien in den Weltmeeren. Dana Rep. **17**: 1—33.

— 1951a: The marine vegetation of the Isefjord. A study of ecology and production. Medd. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders., Ser. Plankton, **5** (4): 1—114.

— 1951b: Measurement of production of organic matter in the sea by means of carbon-14. Nature, London **167** (4252): 684—685.

— 1952: The use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **18** (2): 117—140.

- 1954: On organic production in the oceans. Ibid. **19** (3): 309—328.

— 1958: Experimental methods for measuring organic productivity in the sea. Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer **144**: 38—46.
— 1959: Primary production in tropical marine areas. J. Mar. Biol. Ass. India **1**: 7—12.
— 1964: Recent advances in measuring and understanding primary production. J. Ecol. **52** (Suppl.): 119—130.
— 1965: On the determination of the activity in ^{14}C ampoules for measuring primary production. Limnol. Oceanogr. **10** (Suppl.): 247—252.
— & Hansen, V. K., 1959: Light adaptation in marine phytoplankton populations and the interrelation with temperature. Physiologia Pl. **12** (2): 353—370.
— & Jensen, A., 1957: Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. Galathea Rep. **1**: 49—136.
— & Jorgensen, E. G., 1962: The physiological background for using chlorophyll measurements in hydrobiology, and a theory explaining daily variations in chlorophyll concentrations. Arch. Hydrobiol. **58**: 349—357.
Strickland, J. D. H., 1960: Measuring the production of marine phytoplankton. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, **122**: 1—172.
— 1965: Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In: Riley & Skirrow: Chemical Oceanography, Vol. 1: 477—610, Acad. Press.
Subrahmanyan, R., 1958: Ecological studies on the marine phytoplankton on the west coast of India. Mem. Indian Bot. Soc. **1**: 145—151.
— 1959a: Studies on the phytoplankton of the west coast of India, Part I — Quantitative and qualitative fluctuations of the total phytoplankton crop and their relationship, with remarks on the magnitude of the standing crop and production of matter and their relationship to fish landings. Proc. Indian Acad. Sci., Sec. B, **50** (3): 113—187.
— 1959b: Studies on the phytoplankton of the west coast of India, Part II — Physical and chemical factors influencing the production of phytoplankton, with remarks on the cycle of nutrients and on the relationship of the phosphate-content to fish landings. Ibid. **50** (4): 189—252.
— 1960a: Phytoplankton of the waters of the west coast of India and its bearing on fisheries. Proc. Symp. Algol., Dec. 1959, I.C.A.R., New Delhi: 292—301.
— 1960b: Observations on the effect of the monsoons in the production of phytoplankton. J. Indian Bot. Soc. **39**: 78—89.
— & Sarma, V. A. H., 1960: Studies on the phytoplankton of the west coast of India, Part III — Seasonal variation of the phytoplankters and environmental factors. Indian J. Fish. **7**: 307—336.
Sugiura, Y., 1953: On the diurnal variation of oxygen content in surface layers of the hydrosphere. Pap. Met. Geophys., Tokyo, **4**: 79—89.
— 1956: Experimental study on the time variation of oxygen content of natural waters. Ibid. **7**: 42—48.
Sweeney, B. M., & Hastings, J. W., 1958: Rhythmic cell division in populations of *Gonyaulax polyedra*. J. Protozool. **5**: 217—224.
Tchernia, P., 1957: Sur l'origine des eaux salées profondes du N.W. de l'océan indien. Bull. Inf. Com. cent. Océanogr. Etude Côtes **9** (10): 545—550, pl. 1.
— Le Floch, J., & Lacombe, J., 1951: Contribution à l'étude de l'océan indien. Ibid. **3** (10): 414—473.
Teal, J. M., & Kanwisher, J., 1966: The use of pCO_2 for the calculation of biological production, with examples from waters off Massachusetts. J. Mar. Res. **24**: 4—14.
Teixeira, C., 1963: Relative rates of photosynthesis and standing stock of the net phytoplankton and nannoplankton. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo **13**: 53—60.
— & Kutner, M. B., 1963: Plankton studies in a mangrove environment. I — First assesment of standing stock and principal ecological factors. Ibid. **12**: 101—124.
— Kutner, M. B., & Torgo, F.M S., 1965: O effeito da respiraçao bacteriana no estudo da produçao primaria. Revista Brasil. Biol. **25**: 287—294.

— Tundisi, J., & Kutner, M. B., 1965: Plankton studies in a mangrove environment, II — The standing stock and some ecological factors. Ibid. **14**: 13—41.

Travers, A., & M., 1962: Recherches sur le phytoplancton du golfe de Marseille, I et II. Rec. Trav. St. mar. Endoume **26** (41): 7—139.

— — 1965: Introduction à l'étude du phytoplancton et des Tintinnides de la région de Tuléar (Madagascar). Ibid., Fasc. h. Sér., suppl. **4**: 125—161. = Anns malgaches, Sci., **2**.

Trégouboff, G., & Rose, M., 1957: Manuel de planctonologie méditerranéenne. I (texte), II (planches). Centre nat. Rech. scient., Paris, 587 pp., 207 pl.

Truesdale, G. A., Downing, A. L., & Lowden, G. F., 1955: The solubility of oxygen in pure water and sea water. J. Appl. Chem., London, **5** (2): 53—62.

Utermöhl, H., 1931a: Über das umgekehrte Mikroskop. Arch. Hydrobiol. Planktonk. **22**: 643—645.

— 1931b: Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons (Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons). Verh. Int. Verein theor. angew. Limnol. **5**: 567—596.

— 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik. Comm. Int. Ass. theor. appl. Limnol. **9**: 1—38, pl. 1.

Vatova, A., 1961: Primary production in the high Venice lagoon. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **26** (2): 148—155.

Verduin, J., 1957: Daytime variations in phytoplankton photosynthesis. Limnol. Oceanogr. **2**: 333—336.

Wickstead, J. H., 1961: A quantitative and qualitative study of some Indo-West Pacific plankton. Colon. Off. Fish. Publ. **16**: 1—200.

Williams, R. B., & Murdoch, M. B., 1966: Phytoplankton production and chlorophyll concentration in the Beaufort Channel, North Carolina. Limnol. Oceanogr. **11**: 73—82.

Winberg, G. G., 1958: Quelques questions concernant les méthodes de l'investigation de la production primaire du plancton, basée sur des travaux exécutés en U.R.R.S. Rapp. Proc. Verb. Cons. perm. int. Explor. Mer **144**: 65—69.

Wood, E. J. F., 1963a: The relative importance of groups of Protozoa and Algae in marine environments of the southwest Pacific and eastern Indian oceans. In Oppenheimer: Symposium on marine microbiology, Springfield: 236—240.

— 1963b: Some relationship of phytoplankton to environment. Ibid. 275—285.

— 1964: Studies in microbial ecology of the Australasian region. I—VI. Nova Hedwigia, **8**: 5—54, pl. 3—8, and 453—568, pl. 94—126.

— 1965: Marine microbial ecology. Chapman & Hall, Reinhold, 243 pp.

— & Corcoran, E. F., 1966: Diurnal variation in phytoplankton. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. **16**: 383—403.

— & Davis, P. S., 1956: Importance of smaller phytoplankton elements. Nature, London **177** (4505): 438.

Yentsch, C. S. & Ryther, J. H., 1957: Short-term variations in phytoplankton and their significance. Limnol. Oceanogr. **2**: 140—142.

— — 1959: Relative significance of the net phytoplankton and nannoplankton in the waters of Vineyard Sound. J. Cons. perm. int. Explor. Mer **24**: 231—238.

— & Scagel, R. F., 1958: Diurnal study of phytoplankton pigments. An in situ study in East Sound, Washington. J. Mar. Res. **17**: 567—583.

Zaklinskii, G. B., 1963: Deep circulation in the Indian ocean. Okeanologia **3**: 591—598. (in russ.; translation in: Deep Sea Res. 1964, **11**: 286—292).

A. Sournia
Muséum national d'histoire naturelle,
Laboratoire des Pêches outre-mer
57, rue Cuvier, Paris–5^{e}, France